S 6072
-44-

FAUNE DE MADAGASCAR

Publiée sous les auspices du Gouvernement de la République Malgache

44

MAMMIFÈRES LÉMURIENS
(PRIMATES PROSIMIENS)

par

Jean-Jacques PETTER, Roland ALBIGNAC et Yves RUMPLER

Volume honoré d'une subvention du Ministère de la Coopération

ORSTOM CNRS

Paris

1977

Source : MNHN, Paris

FAUNE DE MADAGASCAR

Collection fondée en 1956 par M. le Recteur Renaud PAULIAN
Correspondant de l'Institut
Recteur de l'Académie de Bordeaux
(alors Directeur-adjoint de l'IRSM)

Collection honorée d'une subvention de l'Académie des Sciences (fonds Loutreuil)

Comité de patronage

Son Excellence M. le Dr RAKOTO RATSIMAMANGA, membre correspondant de l'Institut, Paris.— M. le Ministre de l'Éducation nationale, Tananarive. — M. le Président de l'Académie Malgache, Tananarive. — M. le Recteur de l'Université de Madagascar, Tananarive. — M. le Professeur de Zoologie de l'Université de Madagascar, Tananarive. — M. le Directeur général du CNRS, Paris. — M. le Directeur général de l'ORSTOM, Paris.

M. le Professeur Dr J. MILLOT, membre de l'Institut, fondateur et ancien directeur de l'IRSM, Paris. — M. le Professeur R. HEIM, membre de l'Institut, Paris.

MM. les Professeurs J. DORST, membre de l'Institut, Directeur du Muséum national, Paris; J.-M. PÉRÈS, membre de l'Institut, Marseille; A. CHABAUD, Paris; C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Paris; J. GUIBÉ, Paris; P. LEHMAN, Paris; M. RAKOTOMARIA, Tananarive.

Comité de rédaction : M. R. PAULIAN, Président ; MM. C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, P. DRACH, P. GRIVEAUD, A. GRJEBINE, J.-J. PETTER, G. RAMANANTSOAVINA, P. ROEDERER, P. VIETTE (secrétaire).

Les volumes de la « Faune de Madagascar », honorés d'une subvention de la République Malgache, sont publiés avec le concours financier du Centre National de la Recherche Scientifique et de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer.

Source : MNHN, Paris

S 6072
-44-
500

FAUNE DE MADAGASCAR

Publiée sous les auspices du Gouvernement de la République Malgache

44

MAMMIFÈRES LÉMURIENS
(PRIMATES PROSIMIENS)

par

Jean-Jacques PETTER, Roland ALBIGNAC et Yves RUMPLER

Volume honoré d'une subvention du Ministère de la Coopération

ORSTOM CNRS

Paris

1977

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
3300100383860
Source : MNHN, Paris

PRÉFACE

Lorsqu'en 1956, J.-J. Petter et sa jeune femme débarquèrent à l'Institut de Recherche Scientifique de Madagascar, pour une mission de longue durée consacrée aux Lémuriens, que leur avait confiée le Professeur Dr J. Millot, Directeur de l'IRSM, nos connaissances sur les Lémuriens malgaches se limitaient à ce que l'anatomie et la morphologie avaient pu nous apprendre sur ce groupe endémique de la Grande Ile. Quelques notations de Kaudern, quelques observations isolées, étaient tout ce dont nous disposions sur la biologie et le comportement de ces Primates inférieurs. Au Zoo et au Vivarium de Tsimbazaza, quelques cages, confiées à E. Ursch, permettaient de recueillir des informations fragmentaires sur les régimes alimentaires et sur la reproduction des espèces les plus communes.

Cette première mission fut, pour les deux jeunes naturalistes, une révélation, et les Lémuriens devinrent, pour bien longtemps, le centre de leurs préoccupations. Deux thèses de doctorat, des films, des articles retinrent l'attention des milieux de naturalistes.

C'est qu'en même temps que l'intérêt scientifique de ce groupe singulier isolé et si séduisant, le plus beau fleuron de la faune malgache, les travaux de J.-J. et de A. Petter faisaient connaître *la tragédie des Lémuriens*, la menace d'extermination qui pèse sur eux et la gravité, pour tous les hommes, d'une disparition qui paraît si profondément engagée.

Par la variété et les étonnantes adaptations morphologiques ou éthologiques de leurs espèces, par l'association de caractères primitifs — tel cette poïkilothermie de certaines formes nocturnes — et de caractères hautement évolués, par l'ampleur des phénomènes de spéciation et les particularités de leurs caryotypes, les Lémuriens offrent en effet un matériel de choix aux chercheurs. L'existence chez eux de *Plasmodium* proches des responsables de la malaria humaine, l'acuité de leurs syndromes vasculaires retiennent l'attention des médecins. Enfin, l'évolution étonnante du rameau malgache, la disparition si récente des Lémuriens géants, posent des problèmes de doctrine encore mal éclaircis.

Et le charme, l'élégance de ces hôtes des forêts et de la savane arborée malgache, la facilité avec laquelle ils se lient à l'homme, avaient de quoi toucher les foules. Tandis que, pour tous les naturalistes, la protection des Lémuriens, prenait valeur de symbole, de signe, de la lutte qu'il fallait engager pour sauver, partout, les espèces menacées, en sauvant leurs milieux naturels.

Construite à partir de ses observations sur les Lémuriens, l'action de J.-J. Petter a eu un double aspect :

— Provoquer un courant de recherches sur ce groupe si mal connu. Les pages qui suivent montreront combien fut efficace cette impulsion et combien les recherches récentes ont apporté à notre connaissance du groupe.

Source : MNHN, Paris

— Susciter l'intérêt, à Madagascar et dans le monde entier, de tous ceux qui, à des titres divers peuvent aider à protéger le groupe contre les destructions inutiles, la réduction de leurs biotopes, l'exportation commerciale des animaux vivants ou des peaux.

La création d'une réserve à Nosy Mangabe pour l'extraordinaire *Daubentonia*, la mise en place, en Europe et aux États-Unis, d'élevages systématiques de certaines espèces, la diffusion de films et de livres, ont contribué à assurer une meilleure protection pour le groupe tout entier, et à habituer les hommes à imaginer que la protection des espèces menacées est possible et utile.

A Madagascar même, cette action fut soutenue par un intense effort de recherches de laboratoire, amorcées par les missions des Buettner-Janusch, puis développées à l'Université de Tananarive par le Professeur Dr Y. Rumpler et ses collaborateurs.

L'IRSM, devenu Centre ORSTOM, est resté étroitement associé à une action dont il avait été, par la première mission de J.-J. et d'A. Petter le premier moteur. Les élevages poursuivis au parc zoologique de Tananarive-Tsimbaza, sous la direction de R. Albignac et de G. Randrianasolo ont fourni à la fois le matériel nécessaire aux laboratoires, les données de base des études génétiques et une riche moisson d'observations sur le comportement.

Aussi a-t-il semblé utile de consacrer aux Lémuriens un volume de la *Faune de Madagascar*, dû à Petter, Rumpler et Albignac. Ce volume n'est pas un manuel d'identification des espèces, même s'il apporte une clef pratique, des descriptions, un certain nombre d'innovations taxonomiques et une illustration qui rendent la détermination des espèces relativement aisée.

Il est bien plutôt une véritable monographie consacrée aux Lémuriens vivants, laissant de côté l'anatomie, déjà envisagée dans l'*Histoire* des Grandidier et dans l'ouvrage de Hill (1953), mais présentant les résultats de près de vingt années de recherches internationales sur l'un des groupes les plus énigmatiques de Mammifères.

Puisse ce livre obtenir le succès qu'il mérite et contribuer à assurer la protection des Makis, des Sifakas et des Varikas, pour le plus grand bien de Madagascar et de l'Humanité.

R. Paulian

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

Dans ce livre nous avons voulu réaliser une synthèse des connaissances zoogéographiques, morpho-anatomiques, éthoécologiques les plus récentes et des dernières découvertes sur la cytogénétique des Lémuriens malgaches. Nous avons en outre essayé de présenter, en nous servant à la fois des caractères cytogénétiques, morphologiques et du comportement, une meilleure classification de ce groupe dont la systématique a entraîné dans le passé beaucoup de discussions.

Ce travail a pu être commencé grâce au soutien amical du Professeur Dr Bourlière (Faculté de Médecine de Paris) qui, avec le Professeur Grassé et le Professeur Lamotte nous ont guidé dès le début de nos recherches et grâce à l'accueil aussi généreux qu'efficace du Professeur Dr Millot et du Recteur Paulian (Directeur et Directeur-adjoint de l'IRSM en 1956).

Ces soutiens ne se sont pas démentis depuis et c'est grâce au Recteur Paulian et à P. Viette que ce livre peut paraître dans l'intéressante collection que représente aujourd'hui la *Faune de Madagascar*. Au cours des années, une collaboration fructueuse a pu en outre s'établir entre des chercheurs intéressés par les mêmes buts, et c'est le fruit de ce travail en commun que nous pouvons présenter aujourd'hui.

Il ne s'est pas édifié sans mal et nous sommes redevables, pour sa réalisation, à des chercheurs qui ont publié leurs œuvres et que nous citons au cours de ces pages, mais aussi à des observateurs qui nous ont aidés bénévolement tout en étant intéressés à d'autres disciplines et dont nous ne pouvons citer tous les noms. Nous tenons cependant à remercier plus particulièrement M. G. Ramanantsoavina (Directeur des Forêts), le Dr Brygoo (Directeur de l'Institut Pasteur) et MM. P. Roederer et P. de Boissezon qui nous ont encouragés de leurs conseils ou aidés de multiples fois, à une phase ou une autre de nos recherches, A. Peyrieras, aussi subtil observateur que précieux et agréable compagnon, qui nous a depuis plusieurs années si souvent accompagné dans nos missions sur le terrain, ainsi que MMes Pariente, Barbier-Gregh, Andriantsiferana, Rakotosaminana, MM. De Heaulme, Ligabue, Betsch, Griveaud, Andriamanpianina, Randrianasolo, Andriamiandra, Fournel, les regrettés Ursch, Vadon, Razafimandimby, sans oublier tous les chercheurs de l'équipe de Recherche sur les Prosimiens du Laboratoire d'Écologie générale du Muséum national d'Histoire naturelle, à Brunoy : Mme A. Petter, Mlle Pagès, Mme A. Hladik, MM. Hladik, Pariente, Schilling, Charles-Dominique, Mlle Perret, Mlle Paillette, MMes Grange, Brisset, Mayet et Goujon qui ont plus ou moins participé à certaines des missions, recherches, ou expériences mentionnées dans l'ouvrage et consacrant la majeure partie de leurs efforts à l'étude de ce groupe de Primates.

Ce livre est, en effet, le fruit d'une collaboration entre quatre types de démarches : l'observation dans le milieu naturel, les expériences d'élevage et d'hybridation, les

Source : MNHN, Paris

études physiologiques et les études cytogénétiques, dont aucune ne pouvait, à elle seule, donner un résultat satisfaisant et pour lesquelles les efforts ne pouvaient être fructueux s'ils étaient isolés.

On trouvera, au début du livre, à la suite de la systématique classique de Simpson, la classification modifiée telle que nous la proposons comme éléments pour une future révision et, dans les différents chapitres, des justifications aux opinions que nous soutenons sur la position systématique des différentes espèces.

Dans cet ouvrage, les notions anatomiques ont été simplifiées volontairement, un excellent livre (Hill 1953 : Primates - Comparative Anatomy and Taxonomy - I - *Strepsirhini*) donnant dans ce domaine une revue assez complète de la bibliographie. Nous n'avons voulu développer que les notions anatomiques les plus importantes pour éclairer les observations écologiques.

Dans les autres domaines traités, il reste encore, comme on le verra en feuilletant ces pages, beaucoup de questions non résolues, mais l'effort international important qui se manifeste depuis plus de dix ans dans le domaine de la Primatologie de terrain et qui s'étend maintenant de plus en plus à Madagascar, laisse espérer qu'une prochaine édition permettra de combler beaucoup de ces lacunes.

Un grave danger menace malheureusement de plus en plus la faune et la flore si exceptionnelles de Madagascar. Malgré l'aide de l'Union internationale pour la Conservation de la Nature et du *World Wild Life Fund*, malgré les efforts très méritoires du Service des Forêts, trop peu soutenus par l'opinion de la République malgache, le feu ravage d'année en année de plus en plus d'hectares de belle forêt, avec les trésors de vie et de variétés qu'elle renferme.

L'avenir paraît fort sombre dans ce domaine à Madagascar, si des efforts beaucoup plus importants ne sont pas tentés sur le plan national ou international. S'ajoutant au regret d'un trésor disparu, un profond ennui peut naître un jour de l'uniformité.

Source : MNHN, Paris

CLÉ PRATIQUE DE DÉTERMINATION DES LÉMURIENS MALGACHES ACTUELS

D'après la taille des adultes, on peut diviser les Lémuriens malgaches en quatre groupes :

A. — Tête et corps : de 10 à 25 cm, queue dépassant l'extrémité des pattes postérieures des deux-tiers de sa longueur.

B. — Tête et corps : de 25 à 35 cm, queue dépassant l'extrémité des pattes postérieures de la moitié de sa longueur.

C. — Tête et corps de 40 à 55 cm.

D. — Tête et corps de plus de 60 cm.

A) Tête et corps : de 10 à 25 cm, queue dépassant l'extrémité des pattes postérieures des deux-tiers de sa longueur. Animaux strictement nocturnes, dormant le jour dans les trous d'arbres ou dans les nids.

a) Tête et corps : moins de 15 cm.

a¹) Pas de touffes de longs poils à la base des oreilles. Queue environ de même longueur que le corps.

a²) Gris clair lavé de roux au-dessus; blanc en dessous. Oreilles grandes (22 à 28 mm). Forêts de l'Ouest et du Sud ..... *Microcebus murinus* (Miller 1777)

b²) Roux foncé au-dessus, jaunâtre en dessous; oreilles courtes (14 à 18 mm). Forêt de l'Est et zones humides de la forêt de l'Ouest et du Sud..... ..... *Microcebus rufus* E. Geoffroy 1828

b¹) Touffes de longs poils à la base des oreilles et sur la partie antérieure du lobe. Queue plus longue que le corps (seul spécimen entier connu, 13 + 17 cm). Gris brun au-dessus, gris jaunâtre en dessous. Oreilles courtes. Très rare. Forêt de l'Est (région de Mananara). *Allocebus trichotis* (Günther 1875)

b) Tête et corps : de 18 à 25 cm.

a¹) Oreilles courtes (18 à 23 mm). Queue de même longueur ou un peu plus longue que le corps.

a²) Tête et corps : environ 18 cm. Queue de même longueur. Pelage gris clair argenté, plus ou moins lavé de roux clair ou beige au-dessus, blanc en dessous. Queue parfois très épaisse. Forêts de l'Ouest et du Sud ..... *Cheirogaleus medius* E. Geoffroy 1812

Source : MNHN, Paris

b²) Tête et corps : environ 25 cm. Queue souvent un peu plus longue. Pelage brun ou roux au-dessus, blanc en dessous; yeux cerclés de noir. Forêt de l'Est... ..... *Cheirogaleus major* E. Geoffroy 1812

b¹) Oreilles longues (environ 33 mm). Queue nettement plus longue que le corps.

a²) Tête et corps : environ 22 cm; queue : 30 cm. Pelage roux clair au-dessus, jaunâtre en dessous; extrémité de la queue brun-roux foncé. Zones humides de la forêt de l'Ouest .... *Microcebus coquereli* (A. Grandidier 1867)

b²) Tête et corps : environ 25 cm. Queue : 35 cm. Pelage gris brun; extrémité de la queue foncée; marque foncée en forme de fourche sur la tête, prolongée par une ligne sur le dos. Forêts de l'Ouest, du Nord et du Nord-Est ..... *Phaner furcifer* (Blainville 1841)

B) Tête et corps : 25 à 35 cm. Queue dépassant l'extrémité des pattes postérieures de la moitié de sa longueur. Strictement nocturnes, sauf *Hapalemur*. Se déplaçant surtout par sauts avec le corps en position verticale.

a) Oreilles dégagées, non couvertes de poils. Pelage dense, très fin; queue de même longueur que le corps ou un peu plus courte : *Lepilemur* E. Geoffroy 1851.

a¹) Oreilles petites, dépassant un peu du pelage. Museau un peu plus court que dans les autres sous-espèces. Pelage brun roux; tête grise; ligne sombre au milieu du dos; extrémité de la queue plus foncée. Dort le jour, roulé en boule dans les feuillages. Forêt de Nosy Be et de la côte du Sambirano ..... *Lepilemur dorsalis* (Gray 1870)

b¹) Oreilles grandes, dépassant largement la fourrure. Dort le jour dans les trous d'arbres ou sur des branches.

a²) Pelage brun roux; queue plus foncée dans sa moitié terminale. Partie Nord de la forêt de l'Est..... ..... *Lepilemur mustelinus* E. Geoffroy 1851

b²) Pelage brun foncé; ligne noire au milieu du dos; queue plus foncée dans sa moitié terminale. Côtés du cou jaune clair. Partie Sud de la forêt de l'Est.. ..... *Lepilemur microdon* Forsyth Major 1894

c²) Pelage gris beige plus ou moins foncé et lavé de roux sur le dos, le dessus des bras et la queue; souvent, extrémité de la queue blanche; ventre gris clair. Forêt du Nord-Ouest *Lepilemur edwardsi* Forsyth Major 1894

d²) Très semblable à l'espèce précédente, mais un peu plus clair. Forêt du Sud-Ouest..... ..... *Lepilemur ruficaudatus* A. Grandidier 1867

Source : MNHN, Paris

e²) Très semblable à l'espèce précédente, mais taille légèrement plus faible et pelage un peu plus clair. Forêt du Nord..... *Lepilemur septentrionalis* Rumpler et Albignac 1975

f²) Pelage gris beige, très clair, blanc sur les parties inférieures et les extrémités des membres. Taille nettement plus faible que celle des espèces précédentes. Ne s'abrite que rarement dans un trou. Forêt du Sud ..... *Lepilemur leucopus* Forsyth Major 1894

b) Oreilles arrondies, couvertes de poils et cachées dans la fourrure.

a¹) Pelage court, tendant à former des boucles courtes sur le dos et les cuisses. Queue moins longue que le corps. Tache roux clair à la base du dos; partie interne des cuisses claire, très visible; sourcils clairs. Espèce nocturne, dort le jour dans les feuillages. Se déplace surtout par sauts avec le corps vertical ..... *Avahi laniger* Gmelin 1788

a²) Couleur générale roux foncé. Forêt de l'Est..... ..... *A. laniger laniger* Gmelin 1788

b²) Couleur générale gris roussâtre; cuisses blanches; queue rousse. Forêt de l'Ouest..... ..... *A. laniger occidentalis* Lorenz 1898

b¹) Pelage long; queue plus longue que le corps d'une dizaine de centimètres. Couleur à peu près uniforme, gris roussâtre ou verdâtre, plus accentuée sur le haut du cou; poils annelés de gris et de roux; oreilles et face grises. Se déplace en général avec le corps horizontal ou semi-vertical. Diurne ou crépusculaire. Est et Ouest. Espèce généralement localisée dans les zones de Bambous ou les marais à Phragmites.. ..... *Hapalemur griseus* (Link 1795)

C) Tête et corps : de 40 à 45 cm.

a) Membres postérieurs moins longs que le tronc.

a¹) Museau court, tête arrondie.

a²) Pelage gris brun; oreilles courtes et rondes, couvertes de poils clairs plus longs; tache roussâtre plus claire à la racine de la queue; extrémité de la queue plus foncée; poils des parties supérieures annelés de gris et de roux. Très rare. Forêt de l'Est..... ..... *Hapalemur simus* Gray 1870

b²) Pelage noir formé de poils courts et de poils longs et raides. Oreilles grandes. Troisième doigt de la main filiforme. Incisives très développées. Nocturne. Très rare. Forêt côtière de l'Est et du Nord-Ouest..... ..... *Daubentonia madagascariensis* (Gmelin 1788)

Source : MNHN, Paris

b[1]) Museau allongé : *Lemur* Linné 1758

a[2]) Oreilles petites, cachées dans la fourrure.

a[3]) Poils du museau blancs.

a[4]) Pelage gris brun, avec, chez le mâle, le haut du dos, le cou, la tête et les joues de couleur rousse et, chez la femelle, les joues blanches. Forêt de l'Ouest (Ankarafantsika) et Comores. *Lemur mongoz* Linné 1766

b[4]) Pelage gris brun foncé chez le mâle, avec le dessus de la tête noir, le front et les joues rousses. Pelage gris clair chez la femelle, avec une barre roux clair sur le front. Forêt et savane du Nord..... ..... *Lemur coronatus* Gray 1842

b[3]) Poils du museau foncés. Pelage brun chocolat, queue noire; ventre plus clair, presque blanc chez la femelle; tache blanche au coin interne de l'œil chez le mâle. Forêt de l'Est..... ..... *Lemur rubriventer* E. Geoffroy 1850

b[2]) Oreilles peu développées, mais très visibles. Pas de poils blancs sur le museau.

a[3]) Pelage roux ou noir..... *Lemur macaco* Linné 1766

a[4]) Touffes de poils aux oreilles. Pelage entièrement noir chez le mâle, roux clair chez la femelle, dont les touffes des oreilles sont blanches. Forêt du Nord-Ouest (région d'Ambanja, Nosy Be)..... ..... *L. macaco macaco* Linné 1766

b[4]) Pas de touffes de poils aux oreilles. Pelage entièrement noir chez le mâle, roux clair chez la femelle. Forêt du Nord-Ouest (région de Maromandia)..... ..... *L. macaco flavifrons* (Gray 1867)

b[3]) Pelage gris brun plus ou moins lavé de roussâtre ou de verdâtre.

a[4]) Pelage gris brun foncé au-dessus, blanc en dessous; touffes de poils blancs aux oreilles chez le mâle. Extrémité de la queue noire. Forêt de la Montagne d'Ambre.. ..... *L. fulvus sanfordi* Archbold 1932

Source : MNHN, Paris

b⁴) Pelage brun foncé au-dessus, plus clair en dessous, surtout chez le mâle. Chez le mâle, tête et cou blancs. Forêt du Nord-Est (d'Andapa à Mananara)..... ..... *L. fulvus albifrons* E. Geoffroy 1796

c⁴) Pelage brun verdâtre au-dessus, plus clair en dessous; tête brun noir chez le mâle. Large zone claire en arrière des yeux. Centre de la forêt de l'Est..... ..... *L. fulvus fulvus* E. Geoffroy 1812 (dans l'Ankarafantsika, variété plus claire et plus rousse).

d⁴) Pelage brun olive foncé au-dessus, plus clair en dessous. Chez la femelle, une tendance rousse, qui la distingue de celle de *L. f. albifrons*. Queue brun foncé chez le mâle, plus rousse chez la femelle. Tête noire chez le mâle, plus rousse chez la femelle. Forêt du Sud-Est, jusqu'à Farafangana.

a⁵) Mâle à gorge et joues avec touffes de poils roux..... ..... *L. fulvus collaris* (E. Geoffroy 1812)

b⁵) Mâle à gorge et joues avec touffes de poils blancs..... ..... *L. fulvus albocollaris* Rumpler 1974

c³) Pelage gris chez le mâle, roussâtre chez la femelle; pieds et mains roux; dessus de la tête roux chez le mâle, gris clair chez la femelle; tour des yeux blanc. Forêt de l'Ouest (entre Tuléar et Majunga). Forêt de l'Est (région de Manakara)..... ..... *L. fulvus rufus* Audebert 1800

c²) Oreilles grandes; pelage gris pâle au-dessus, blanc en dessous; queue annelée de noir et blanc. Forêt et savane du Sud-Est et du Sud-Ouest..... ..... *Lemur catta* Linné 1758

b) Membres postérieurs plus longs que le tronc : *Propithecus* Bennett 1832

a¹) Queue plus courte que le corps. Tête et corps : rarement moins de 50 cm. Pelage soyeux et long. Forêt de l'Est.... ..... *Propithecus diadema* Bennett 1832

a²) Pelage blanc, tête parfois grise. Régions de Sambava, Andapa ..... *P. diadema candidus* A. Grandidier 1871

b²) Pelage gris, tête noire, membres teintés de jaune. Région de Mananara à Tamatave..... ..... *P. diadema diadema* Bennett 1832

Source : MNHN, Paris

c²) Pelage brun chocolat sur les membres, la tête, le haut du dos et la queue, Reste du corps beige clair. Partie centrale de la forêt de l'Est..... *P. diadema edwardsi* A. Grandidier 1871

d²) Pelage noir, plus clair sur le ventre; tache triangulaire plus claire à la base du dos. Région d'Ifanadiana.... ..... *P. diadema holomelas* Günther 1875

e²) Pelage noir. Nord de Madagascar, à l'Est d'Anivorano ..... *P. diadema perrieri* Lavauden 1931

b¹) Queue plus longue que le corps. Tête et corps atteignant rarement plus de 45 cm. Pelage court. Forêt de l'Ouest.. ..... *Propithecus verreauxi* A. Grandidier 1867

a²) Pelage entièrement blanc. Région d'Antsalova à Soalala ..... *P. verreauxi deckeni* Peters 1870

b²) Tête et haut du dos blancs; membres blancs, avec taches brun chocolat sur le dessus des cuisses et des bras; queue blanche; bas du dos gris; ventre brun chocolat. Ankarafantsika..... ..... *P. verreauxi coquereli* A. Milne Edwards 1867

c²) Pelage blanc, teinté de gris pâle sur le dos; tête noire; poitrine rousse. Région de Majunga à Soalala, jusqu'à Tsiroanomandidy vers le Centre..... ..... *P. verreauxi coronatus* A. Milne Edwards 1871

d²) Pelage blanc, teinté de gris, pâle sur le dos; poitrine blanche; dessus de la tête brun foncé avec le front blanc. Sud et Sud-Ouest, jusqu'à la Tsiribihina..... ..... *P. verreauxi verreauxi* A. Grandidier 1867

e²) Dessus des bras, des cuisses et dos brun chocolat; tête noire; reste du pelage blanc; oreilles et front blancs. Sud-Ouest : région de Sakaraha..... ..... *P. verreauxi majori* W. Rothschild 1894

D) Tête et corps de plus de 60 cm. Pelage blanc et noir ou roux vif et noir.

a) Longue queue touffue noire. Membres postérieurs plus courts que le tronc. Forêt de l'Est..... *Varecia variegata* (Kerr 1792)

a¹) Pelage noir; taches blanches sur les membres, le dos, le sommet de la tête. Du Sud de Maroantsetra jusqu'à Manakara ..... *V. variegata variegata* (Kerr 1792)

b¹) Dos roux vif; sommet de la tête blanc; ventre et queue noire. Au Nord de Maroantsetra... *V. variegata rubra* (E. Geoffroy 1812)

b) Pas de queue; membres postérieurs plus longs que le tronc. Pelage blanc et noir. Nord de la forêt de l'Est.... *Indri indri* (Gmelin 1788)

Source : MNHN, Paris

LE GROUPE DES LÉMURIENS

I. — GÉNÉRALITÉS

Les Lémuriens malgaches font partie, avec quelques autres formes africaines et asiatiques, du sous-ordre des *Strepsirhini* (E. Geoffroy 1812), qui, avec les *Haplorhini* (Pocock 1918) comprenant les *Tarsioidea* (Elliot Smith 1907) et les *Anthropoidea* (Mivart 1864), forment l'Ordre des Primates (Linné 1758).

Ce sont, avec leurs parents africains et asiatiques, les seuls Primates possédant un vrai rhinarium nu, fendu latéralement, et qui se prolonge par un tractus nu jusqu'à la lèvre supérieure.

L'orbite est limitée en arrière par une arcade osseuse et aucune cloison ne sépare, comme chez les autres Primates, la fosse orbitaire de la fosse temporale.

Les bulles tympaniques sont assez développées chez les Lémuriens actuels, mais peu ou pas cloisonnées. Elles sont cloisonnées ou absentes chez les *Anthropoidea*, ainsi que chez les géants subfossiles malgaches : *Megaladapinae* et *Paleopropithecinae*. L'ectotympanique est inclus dans la bulle ou forme un anneau externe fixé à l'ouverture de la bulle (alors qu'il forme un conduit osseux externe chez les *Tarsioidea* et un anneau osseux externe ou un conduit auditif externe chez les *Anthropoidea* et chez les subfossiles malgaches).

Les Lémuriens ont des membres bien développés, adaptés à différentes formes de locomotion arboricole et constituent, avec les autres *Strepsirhini*, un groupe de Primates jadis largement représenté dans le monde. Les *Strepsirhini* sont divisés, dans la classification actuelle, en deux groupes : les Lorisiformes et les Lémuriformes.

Les Lorisiformes rassemblent les *Galagidae*, comprenant quelques formes africaines, dont les plus connues sont les *Galago* et les *Perodicticus*, ainsi que les *Lorisidae* (avec les *Nycticebus* et les *Loris*), qui sont les seuls Prosimiens asiatiques. Les Lémuriformes, uniquement malgaches, constituent le groupe le plus original et le plus varié.

L'origine paléontologique des Lémuriens actuels se situe à l'Éocène. L'étude des fossiles a, en effet, permis de reconstituer, par l'imagination, une riche faune de Lémuriens vivant à cette époque dans presque toutes les forêts du monde. Il n'y avait alors pas d'autres Primates et les Lémuriens étaient les maîtres des forêts.

Dès l'Éocène moyen, les deux groupes, Lorisiformes et Lémuriformes, étaient présents. Apparemment faciles à distinguer par l'étude de leur crâne (disposition des os de l'orbite différente, place de l'anneau tympanique, caractères généralement différents de l'irrigation du cerveau), ces deux groupes ont cependant une origine commune qu'il faut rechercher plus loin dans le temps, dans une faune fossile à dominance insectivore et d'étude difficile.

Source : MNHN, Paris

Les fossiles des Lémuriformes éocènes trouvés jusqu'à maintenant dans les fouilles ont fait l'objet de nombreuses études et les divers genres reconnus ont pu être groupés en plusieurs familles dont :

Les *Plesiadapidae* (Trouessart 1897), comprenant notamment les genres *Plesiadapis* de France et *Nothodectes* d'Amérique du Nord, étaient caractérisés par un très grand développement de leurs incisives, ce qui leur donnait une allure de Rongeurs. *Daubentonia madagascariensis*, espèce de Lémurien vivant actuellement à Madagascar, lui aussi remarquable par le développement énorme de ses incisives, peut donner une idée de l'allure des représentants de cette famille, dont il se rapproche probablement par convergence.

Les *Adapidae* (Trouessart 1879) comprennent :

— Les *Notharctinae* (Trouessart 1879) avec, principalement, le genre *Notharctus* de l'Éocène moyen américain, dont on a retrouvé des squelettes entiers et qui est le Lémurien fossile le mieux connu. Leur allure générale rappelle un peu les *Lepilemur* malgaches actuels.

— Les *Adapinae* (Trouessart 1879) avec, notamment, le genre *Adapis* (le mieux connu, qui fut découvert par Cuvier dans le gypse de Montmartre). *Adapis* est un Lémurien très particulier que Cuvier, malgré sa sagacité, ne sut classer correctement et dont aucune forme actuelle ne se rapproche (fig. 1).

Fig. 1, *Adapis parisiensis*, fragments antérieurs de la mandibule montrant la proclivité des incisives et des canines.

Toute cette faune de Lémuriens, qui s'est diversifiée à l'extrême dans le monde entier, semble avoir disparu d'une façon soudaine à l'Oligocène et il est curieux

Source : MNHN, Paris

de constater que, malgré les nombreuses fouilles faites dans le monde, à part quelques restes de petites formes, on n'en retrouve plus aucun descendant dans les couches géologiques, jusqu'à la période toute récente du Quaternaire à Madagascar.

Dans l'état des recherches paléontologiques actuelles, une reconstitution du passé nous montre donc en raccourci un épanouissement du groupe des Lémuriens à l'Éocène et à l'Oligocène, puis leur raréfaction et leur disparition. Seules, les quelques formes actuelles témoignent de ce lointain et florissant passé.

Cet effort d'imagination pour reconstituer le passé nous est facilité à Madagascar où, malgré des disparitions récentes et marquantes dans la faune (puisqu'il s'agit des formes les plus grandes), l'ensemble des êtres vivants rappelle étrangement ces temps reculés.

Depuis les premières études de sa faune par Flacourt, l'un des premiers naturalistes à avoir visité Madagascar, cette île n'a cessé d'intéresser les zoologistes, mais ils sont arrivés un petit peu trop tard pour assister à l'extinction des grosses espèces. De nombreuses recherches paléontologiques ont été faites sur tout le territoire, notamment par Lamberton (1929 et 1934). Elles n'ont pas permis d'y découvrir de vrais fossiles de Lémuriens, mais seulement des subfossiles. En outre, les découvertes de ces nombreuses formes récemment éteintes, n'ont fait qu'augmenter l'énigme en montrant un épanouissement du groupe plus important encore qu'on ne le pensait en considérant les espèces actuelles.

Parmi les plus curieuses de ces formes éteintes, il faut surtout mentionner *Megaladapis*, *Archaeolemur*, *Hadropithecus*, *Palaeopropithecus* et *Archaeoindris*.

Certains *Megaladapis* avaient la taille d'un veau (crâne de *M. edwardsi* = 30 cm), des canines très développées, des incisives réduites et des molaires solénodontes. Leur face présentait un grand développement, tandis que leur cavité cérébrale était réduite.

Les *Megaladapinae* se rapprochent à beaucoup de points de vue des *Lemurinae* et il est vraisemblable qu'ils ont une origine commune.

Les *Archaeolemur* et les *Hadropithecus*, au contraire, avaient une face réduite et une vaste cavité cérébrale. On a voulu, probablement avec un peu d'exagération, en faire les homologues des Anthropoïdes chez les Singes. Ils représentent la tendance la plus poussée à la cérébralisation que l'on puisse rencontrer chez les Lémuriens, mais restent cependant assez proches des *Indriidae*.

Les *Palaeopropithecus* et *Archaeoindris*, qui atteignent presque la taille des *Megaladapis*, sont aussi, malgré leur gigantisme (crâne d'*Archaeoindris fontoynonti* = 27 cm), assez proches des *Indriidae*.

De nombreuses autres formes, moins spectaculaires, ont été trouvées dans les sédiments quaternaires de Madagascar. Elles se rapprochent, plus ou moins, des espèces encore existantes et complètent cet ensemble déjà très abondant.

On ne connaît pas les causes, pourtant certainement dues aux influences mondiales, de l'extinction des espèces de l'Éocène, mais on imagine facilement celles de la disparition des formes subfossiles de Madagascar. Ce sont probablement presque les mêmes qui font disparaître sous nos yeux la flore et la faune de la Grande Ile : destruction rapide des forêts, assèchement des nappes d'eau, influence multiple de l'homme amenant un déséquilibre dans un milieu réduit et très fragile. Il faut remarquer, en outre, que c'étaient en général des formes de grande taille, donc relativement plus fragiles, et certainement plus ou moins en concurrence avec l'Homme.

Source : MNHN, Paris

L'absence de fossiles anciens de Lémuriens à Madagascar et la présence d'une riche faune quaternaire et actuelle posent un problème dont la solution n'est encore qu'hypothétique.

Un ou quelques types primitifs de Lémuriens malgaches seraient venus d'Afrique à la fin du Tertiaire ou au début du Quaternaire, probablement par des radeaux naturels de végétations enchevêtrées, alors que la distance des deux rivages était moins grande qu'actuellement. Débarqués dans un milieu forestier peu fourni en prédateurs, donc très favorable à leur multiplication, ils se seraient alors mis à proliférer. Se diversifiant en multiples formes sous l'influence des facteurs écologiques très variés qui divisent Madagascar en nombreuses régions naturelles, ils auraient survécu jusqu'à maintenant, protégés par le caractère insulaire de leur zone de répartition.

Mais d'où provenaient ce ou ces premiers Lémuriens envahisseurs, dont on a pas nettement retrouvé de traces en Afrique? Comment se fait la liaison entre ces espèces et celles de l'Éocène? En existe-t-il une? Nous verrons plus loin comment on peut répondre actuellement, très partiellement, à ces questions.

A Madagascar même, l'étude des Lémuriens subfossiles présente un grand intérêt et il serait certainement fructueux de reprendre systématiquement, avec des méthodes modernes, l'exploitation des anciens gisements et d'en rechercher d'autres en attachant plus d'importance aux fossiles de petite taille.

Les formes encore vivantes de Lémuriens, que l'on rencontre dans toutes les forêts de l'île, présentent cependant un intérêt encore bien plus considérable. En effet, le matériel anatomique frais récolté depuis plus d'un siècle a permis un grand nombre d'études sur ce groupe primitif et les collections accumulées dans les différents Muséums du monde sont loin d'être exploitées au maximum. Mais, la plus grande valeur de cette masse d'animaux archaïques est cependant leur état vivant. Trop de naturalistes semblaient l'ignorer, car la plupart des missions scientifiques qui venaient à Madagascar voulaient encore et toujours récolter du matériel au lieu d'entreprendre des observations. Cette tendance est en train de se modifier. Il n'en est que temps, car la raréfaction progressive des forêts malgaches et de leur faune rendra bientôt ces études sur le terrain impossibles. Tout doit être fait actuellement pour ralentir la disparition des animaux et étudier sur place leurs mœurs et leur écologie.

II. — SYSTÉMATIQUE

La systématique des Lémuriens actuels est encore très controversée comme l'attestent les classifications successives qui ont été proposées. Elle est en pleine évolution. Celle utilisée par Osman Hill (1953) dans la dernière révision globale du groupe suit étroitement la classification générale de Simpson (1945) et distingue, parmi les formes malgaches actuelles, trois familles : *Lemuridae*, *Indriidae* et *Daubentoniidae*.

Ordre Primates Linné 1758

Sous-ordre Prosimii Illiger 1811 = Lemuroidea Mivart 1864 = Prosimiae Haeckel 1866

Source : MNHN, Paris

Infra-ordre Lémuriformes Gregory 1915
Superfamille TUPAIOIDEA Dobson 1882
Superfamille LEMUROIDEA Mivart 1864 (comme sous-ordre) (GILL, 1872, comme superfamille)

† Famille PLESIADAPIDAE Trouessart 1897
† *Pronothodectes* Gidley 1923
† *Plesiadapis* Gervais 1877 (comprenant † *Nothodectes* Matthew 1915)
† *Chiromyoides* Stehlin 1916
† *Platychoerops* Charles Worth 1854
† *Megachiromyoides* Weigelt 1933

† Famille ADAPIDAE Trouessart 1879

† Sous-famille ADAPINAE Trouessart 1879
† *Adapis* Cuvier 1821
† *Pronycticebus* G. Grandidier 1904
† *Anchomomys* Stehlin 1916

† Sous-famille NOTHARCTINAE Trouessart 1879 (= † NOTHARCTIDAE Trouessart 1879)
† *Pelycodus* Cope 1875
† *Notharctus* Leidy 1870
† *Protoadapis* Lemoine 1878

† ADAPIDAE incertae sedis :
† *Aphanolemur* Granger et Gregory 1917
† *Caenopithecus* Rütimeyer 1862
† *Amphilemur* Heller 1935

Famille LEMURIDAE Gray 1821 (comprenant les † MEGALADAPIDAE Forsyth Major 1893 et † NESOPITHECIDAE Forsyth Major 1896)

Sous-famille LEMURINAE Mivart 1864 (= LEPILEMURINA Gray 1870)
Hapalemur I. Geoffroy 1851
Lemur Linné 1758
Lepilemur I. Geoffroy 1851 (= *Lepidolemur* Peters 1874; *Galeocebus* Wagner 1855) (comprenant *Microcebus* Peters 1874)

Sous-famille CHEIROGALEINAE Gregory 1915 (= CHEIROGALEINA Gray 1872 = HAPALEMURINA Gray 1870 = MICROCEBINA Gray 1870)
Cheirogaleus E. Geoffroy 1812 (= *Chirogale* Gloger 1841) (incluant *Atililemur* Elliot 1913 = *Opolemur* auct., mais pas *Opolemur* Gray 1872; *Mioxicebus* Lesser 1840 = *Myoxicebus* Agassiz 1846 = *Hapalemur* I. Geoffroy 1851)
Microcebus E. Geoffroy 1828
Phaner Gray 1870

† Sous-famille MEGALADAPINAE Flower et Lydekker 1891 (= † MEGALADAPIDAE Forsyth Major 1893
† *Megaladapis* Forsyth Major 1893
† *Megalindris* Standing 1908

† Sous-famille ARCHAEOLEMURINAE Standing 1908 (= † NESOPITHECIDAE Forsyth Major 1896)

Source : MNHN, Paris

† *Archaeolemur* Filhol 1895 (= † *Nesopithecus* Forsyth Major 1896) (incluant † *Bradylemur* G. Grandidier 1899)

† Sous-famille HADROPITHECINAE Abel 1931

† *Hadropithecus* Lorenz 1900

Famille INDRIDAE Burnett 1828 (= INDRISINA I. Geoffroy 1851 = INDRISIDAE Alston 1878)

Lichanotus Illiger 1811 (= *Avahi* Jourdan 1834)

† *Paleopropithecus* Grandidier 1899

† *Mesopropithecus* Standing 1908

† *Neopropithecus* Lambert 1939

Propithecus Bennett 1832

Indri E. Geoffroy 1796 (= *Indris* Cuvier 1800)

Sous-famille DAUBENTONIOIDEA Gill 1872

Famille DAUBENTONIIDAE Gray 1870 (= DAUBENTONIADAE Gray 1863 = CHEIROMYDAE Gray 1821)

Daubentonia E. Geoffroy 1795 (= *Cheiromys* Cuvier 1800)

Infra-ordre Lorisiformes Gregory, 1915

Famille LORISIDAE Gregory 1915 (= LORIDAE Gray 1821 = NYCTICEBIDAE Nicholson 1870 = NYCTICEBINAE Mivart 1864)

Sous-famille LORISINAE Flower et Lydekker 1891

Indraloris Lewis 1933

Loris E. Geoffroy 1796

Nycticebus E. Geoffroy 1812

Arctocebus Gray 1863

Perodicticus Bennett 1831

Sous-famille GALAGINAE Mivart 1864 (= GALAGONINA Gray 1825 = GALAGINIDAE Alston 1878)

Galago E. Geoffroy 1796 (comprenant *Galagoides* Smith 1833 = *Hemigalago* Dahlbom 1857)

Euoticus Gray 1863

Infra-ordre Tarsiiformes Gregory 1915

Infra-ordre incertain

† Famille APATEMYIDAE Matthew 1909 (8 taxa)

† Famille CARPOLESTIDAE Simpson 1935 (3 taxa)

Infra-ordre en familles incertaines (9 taxa)

Dans cette classification, SIMPSON oppose la superfamille des *Lemuroidea* à celle des *Tupaoidea*, que l'on ne considère plus actuellement comme faisant partie des Primates.

Nous avons repris et modifié cette classification en tenant compte des dernières recherches morphoanatomiques, écoéthologiques et cytogénétiques, mais nous ne pensons pas que ces propositions soient suffisantes pour entraîner la révision immédiate d'une classification générale, qui est utilisée surtout à des fins pratiques pour le classement des collections dans tous les Muséums du monde. A notre avis, une telle révision « officielle » doit être faite périodiquement, si possible par une réunion de spécialistes en considérant l'ensemble des Mammifères, comme SIMPSON l'a

Source : MNHN, Paris

entreprise précédemment. C'est donc naturellement avec le but de mieux comprendre l'évolution du groupe, mais aussi de fournir des éléments pour un tel travail, que nous proposons ces modifications.

Comme nous le verrons dans ce nouveau schéma provisoire, certaines modifications ont été apportées, en ce qui concerne la place de certains genres que nous estimons nécessaire de mieux individualiser. Il nous a semblé, en effet, qu'il était trompeur de laisser réunis des genres dont la plupart des caractères diffèrent. Cela laissait supposer l'existence d'arguments permettant de situer, au moins approximativement, dans le temps ou même d'imaginer leur divergence depuis un ancêtre commun, alors que de telles preuves n'existent pas.

Le genre *Phaner* paraît ainsi mieux à sa place dans une sous-famille distincte des *Cheirogaleinae* : les *Phanerinae*. L'étude chromosomique de l'ancienne sous-famille des *Cheirogaleinae* a, en effet, permis d'y mettre en évidence deux groupes :

a) celui correspondant aux genres *Cheirogaleus* et *Microcebus*, qui ont les mêmes caryotypes (2 N = 66) et nombres fondamentaux (NF = 66);

b) celui correspondant au genre *Phaner*, dont le caryotype (2 N = 48) et surtout le nombre fondamental (NF = 62) sont originaux.

D'autres caractères nouvellement mis en évidence, tels que les dermatoglyphes (Rakotosamimanana et Rumpler 1972), la présence d'une glande de marquage spécifique à la face antérieure du cou de *Phaner* (Rumpler et Andriamiandra 1971) et le comportement très particulier de cet animal (Petter, Schilling et Pariente 1971) militent, tout comme les différences chromosomiques, en faveur d'une séparation de ces deux groupes. Il paraît utile d'isoler les *Cheirogaleinae* et les *Phanerinae* dans une famille spéciale, les *Cheirogaleidae*, afin de mieux les séparer des Lémurs.

Il avait déjà été proposé de séparer les *Cheirogaleinae* des *Lemuridae* (Petter 1962; Petter-Rousseaux 1962; Charles-Dominique et Martin 1970; Tattersall 1973), en prenant arguments de caractères craniologiques et de comportement. Des recherches parasitologiques récentes (Chabaud, Brygoo et A. Petter 1965) mettent également l'accent sur la spécificité des Nématodes de ce groupe, qui sont différents de ceux des *Lemuridae*.

Nous avons laissé provisoirement le genre *Allocebus* dans la sous-famille des *Cheirogaleinae* avec les *Cheirogaleus* et les *Microcebus* (Petter-Rousseaux et Petter 1960) ne disposant pas à l'heure actuelle, en l'absence du caryotype de cet animal, d'arguments permettant de préciser sa place.

Le genre *Lepilemur*, très différent du genre *Lemur*, a été séparé de la famille des *Lemuridae* dans la famille spéciale des *Lepilemuridae*.

Stephan et Bauchot (1965) avaient déjà proposé une séparation de ces groupes en les élevant au rang d'une tribu : les *Lepilemurini* à côté des *Lemurini* (groupant *Lemur* et *Hapalemur*). Leurs caryotypes sont très particuliers avec des nombres diploïdes variant entre 2 N = 22 et 2 N = 38 et des NF compris entre 42 et 36 (Rumpler et Albignac 1971). D'autres caractères de ce groupe, en particulier dermatoglyphiques (Rumpler et Rakotosamimanana 1972), hématologiques (Andriamiandry et Rumpler 1972; Richaud, Rumpler et Albignac 1972; Buettner-Janusch, Washington et Buettner-Janusch, 1972), parasitologiques (Chabaud, Brygoo et A. Petter 1965) et du comportement (Petter 1962; Charles Dominique et Hladick 1972) plaident également dans ce sens.

Source : MNHN, Paris

La famille des *Lemuridae* ne comprend plus que trois genres groupés dans la sous-famille des *Lemurinae : Lemur*, *Hapalemur* et *Varecia*, qui ont le même nombre fondamental de chromosomes (NF = 64). *Varecia* (anciennement *Lemur*) est placé dans un genre à part, d'après divers caractères anatomiques, physiologiques et comportementaux, comme l'avaient proposé Gray (1872), Schwarz (1931) et Petter (1962).

La systématique du genre *Lemur* pose des problèmes assez ardus à la suite des derniers travaux de cytogénétique et de nos expériences sur l'hybridation (Albignac, Rumpler et Petter 1971). En effet, si les espèces *L. catta*, *L. rubriventer* ne prêtent pas à discussion, il semble nécessaire de séparer en deux espèces les deux sous-espèces de *L. mongoz* et de modifier la classification des autres taxa.

Les différents essais de classification proposés jusqu'à maintenant pour ces autres formes du genre peuvent se grouper en trois tendances :

a) La première isole en espèces séparées toutes les formes possédant une formule chromosomique différente.

b) La deuxième, en tenant compte surtout de l'aspect extérieur des animaux, rassemble *Lemur macaco* et *Lemur fulvus* sous le nom le plus ancien de *Lemur macaco*, en considérant *L. fulvus* comme une sous-espèce *(L. m. fulvus)*.

c) La troisième conserve la séparation entre *Lemur macaco* et *Lemur fulvus*, cette dernière espèce groupant plusieurs sous-espèces.

La première de ces tendances ne nous paraît pas satisfaisante car la systématique classique n'est pas basée uniquement sur la nature des formules chromosomiques mais sur un ensemble de caractères. Ce critère conduirait d'ailleurs à des solutions manquant de bons sens si on en généralisait l'emploi, car certaines formes d'animaux ont des formules identiques tout en présentant notamment des caractères anatomiques très différents, tandis que d'autres ont des formules chromosomiques différentes tout en étant très semblables. En outre, certains animaux à formules chromosomiques différentes peuvent s'hybrider et donner des F^2 fertiles.

La deuxième de ces tendances a l'intérêt de présenter une solution de bon sens dans le cadre de la systématique classique basée essentiellement sur des caractères morphoanatomiques et biogéographiques. En effet, tous ces Lémurs, dont la répartition est continue, ont une morphologie et des caractères voisins. Leurs caractères éthoécologiques sont, en outre, très proches et leurs formules cytogénétiques dérivent les unes des autres sans modification du nombre fondamental, bien que le nombre chromosomique varie de 60 à 44 et que toutes les formes puissent s'hybrider.

La troisième tendance, qui intègre dans les critères de la systématique classique morphoanatomique des considérations biochimiques, physiologiques et génétiques, paraît actuellement soutenue par un argument important. En effet, la forme que nous nommerons *Lemur macaco macaco* semble se différencier des autres que nous considérerons comme des sous-espèces de *Lemur fulvus* dans les expériences d'hybridation. Malgré tous nos efforts, il n'a été possible d'obtenir entre cette forme et les autres que des hybrides F^1 (de 1re génération), jamais de F^2 (de 2e génération). Cet argument, bien que négatif, a une certaine valeur à nos yeux car les expériences réitérées sur plusieurs années permettaient d'obtenir des F^2 entre les formes voisines soumises aux mêmes conditions. Il y a donc une coupure. Le F^1 obtenu : *L. m. macaco* × *L. f. collaris* est le résultat de l'appariement de deux formules chromosomiques proches (44 et 48 chromosomes), mais il semble stérile. Les croisements, par exemple,

Source : MNHN, Paris

entre *L. fulvus collaris* et *L. f. rufus* permettent par contre d'obtenir des F^1 et des F^2 par *back-cross*, alors que leur différence de formule chromosomique est bien plus considérable (48 et 60).

En tenant compte de ces faits, il est tentant de considérer l'argument d'hybridation comme décisif, mais il nous paraît cependant impossible de conclure d'une façon définitive en nous basant sur un nombre somme toute encore assez réduit d'expériences.

Ainsi, dans le genre *Lemur*, nous considérerons provisoirement qu'il faut encore séparer *Lemur macaco* et *Lemur fulvus*.

Les trois genres de la famille des *Indriidae* se distinguent nettement tant par leur caryotype que par leur nombre fondamental (Rumpler et Albignac 1972) et plus particulièrement le genre *Avahi*, qui se démarque nettement des deux autres genres. Une filiation entre eux est cependant facile à imaginer. Elle est suggérée d'ailleurs par d'autres caractères, tels que leur morphoanatomie, leurs glandes de marquage (Bourlière, Petter, Petter-Rousseaux 1956; Rumpler et Andriamiandra 1972), les dermatoglyphes (Rakotosamimanana et Rumpler 1972) et leur comportement (Petter 1962; Jolly 1966; Richard 1974).

La famille des *Daubentoniidae* est représentée par le seul genre *Daubentonia*, monospécifique. Son caryotype (2 N = 30) et son nombre fondamental (NF = 54) (Rumpler et Albignac 1970) sont différents de ceux des autres Lémuriens malgaches, mais, comme nous le verrons, ils ne peuvent justifier l'idée d'une origine différente. Il nous a donc semblé utile de supprimer la distinction entre *Lemuroidea* Mivart 1864 et *Daubentonioidea* Gill 1872, qui ne servait qu'à isoler d'une façon exagérée la famille des *Daubentoniidae*.

III. — PROPOSITION POUR UNE NOUVELLE CLASSIFICATION DES LÉMURIENS MALGACHES ACTUELS

Ordre des Primates
- Sous-ordre des Strepsirhini E. Geoffroy 1812
  - Infra-ordre des Lémuriformes Gregory 1915
    - Famille des Cheirogaleidae
      - Formule dentaire $\frac{2}{2}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{3}{3}$ P $\frac{3}{3}$ M
      - Sous-famille des Cheirogaleinae Gregory 1915
        - Genre *Microcebus* E. Geoffroy 1828
          - *Microcebus murinus* (Miller 1777)
          - *Microcebus rufus* E. Geoffroy 1828
          - *Microcebus coquereli* (A. Grandidier 1867)
        - Genre *Cheirogaleus* E. Geoffroy 1812
          - *Cheirogaleus major* E. Geoffroy, 1812 comprend deux sous-espèces :
            - *C. m. major* E. Geoffroy 1812
            - *C. m. crossleyi* (A. Grandidier 1871)
          - *Cheirogaleus medius* E. Geoffroy 1812
        - Genre *Allocebus* Petter-Rousseaux et Petter 1967
          - *A. trichotis* (Günther 1875)

Source : MNHN, Paris

Sous-famille des PHANERINAE
Genre *Phaner* Gray 1870

Famille des LEMURIDAE

Formule dentaire $\frac{2}{2}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{3}{3}$ P $\frac{3}{3}$ M

Genre *Lemur* Linné 1758
Lemur macaco Linné 1766
L. m. macaco Linné 1766
L. m. flavifrons (Gray 1867) (1)
Lemur fulvus E. Geoffroy 1812 comprend six sous-espèces :
L. f. fulvus E. Geoffroy 1812 (2)
L. f. rufus Audebert 1800
L. f. mayottensis Schlegel 1826
L. f. albifrons E. Geoffroy 1796
L. f. sanfordi Archbold 1932
L. f. collaris E. Geoffroy 1812 (à barbe rouge)
L. f. albocollaris Rumpler 1974 (à barbe blanche)
Lemur mongoz Linné 1766
Lemur coronatus Gray 1842
Lemur rubriventer I. Geoffroy 1850
Lemur catta Linné 1758

Genre *Hapalemur* I. Geoffroy 1851
Hapalemur griseus (Link 1795) comprend trois sous-espèces :
H. g. griseus (Link 1795)
H. g. alaotrensis J.-J. Petter, n. subsp.
H. g. occidentalis Rumpler et Albignac 1973
Hapalemur simus Gray 1870

Genre *Varecia* Gray 1863
Varecia variegata (Kerr 1792) comprend deux sous-espèces :
V. v. variegata (Kerr 1792)
V. v. rubra (E. Geoffroy 1812)

Famille des LEPILEMURIDAE nov.

Formule dentaire $\frac{0}{2}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{3}{3}$ P $\frac{3}{3}$ M

Genre *Lepilemur* I. Geoffroy 1851
Lepilemur dorsalis Gray 1870
Lepilemur ruficaudatus A. Grandidier 1867
Lepilemur edwardsi F. Major 1894
Lepilemur leucopus F. Major 1894

---

(1) Il est très probable que cette dernière forme (synonyme : *L. nigerrinus* Sclater 1880) est une sous-espèce de *L. macaco*, la couleur de son pelage est proche de celle de *L.m. m acaco*. Elle est noire chez le mâle et roux très pâle chez la femelle, mais la tête est dépourvue de touffes de poils latérales. Ces animaux, dont la répartition géographique serait limitée à la presqu'île d'Ampasindava (N.-O. de Madagascar) au voisinage de l'aire de répartition de *L. macaco*, ne sont actuellement connus que par des exemplaires naturalisés.

(2) Cette sous-espèce comprend plusieurs formes au statut encore mal défini. On distingue en plus de la forme de l'Est, une forme des Tampoketsy, actuellement à peu près éteinte, et une forme de l'Ouest.

Source : MNHN, Paris

Lepilemur mustelinus I. Geoffroy 1851
Lepilemur microdon F. Major 1894
Lepilemur septentrionalis Rumpler et Albignac 1975 comprend quatre sous-espèces :
L. s. septentrionalis Rumpler et Albignac 1975
L. s. andrafiamenensis Rumpler et Albignac 1975
L. s. sahafarensis Rumpler et Albignac 1975
L. s. ankaranensis Rumpler et Albignac 1975

Famille des INDRIIDAE

Formule dentaire $\frac{2}{2}$ I $\frac{1}{0}$ C $\frac{2}{2}$ P $\frac{3}{3}$ M

Genre *Avahi* Gmelin 1788
Avahi laniger Gmelin 1788 comprend deux sous-espèces :
A. l. laniger Gmelin 1788
A. l. occidentalis Lorentz 1898

Genre *Propithecus* Bennett 1832
Propithecus verreauxi A. Grandidier 1867 comprend cinq sous-espèces :
P. v. verreauxi A. Grandidier 1867
P. v. majori W. Rothschild 1894
P. v. deckeni Peters 1870
P. v. coronatus A. Milne Edwards 1871
P. v. coquereli A. Milne Edwards 1867
Propithecus diadema Bennett 1832 comprend cinq sous-espèces :
P. d. diadema Bennett 1832
P. d. edwardsi A. Grandidier 1871
P. d. holomelas Günther 1875
P. d. candidus A. Grandidier 1871
P. d. perrieri Lavauden 1931

Genre *Indri* E. Geoffroy et G. Cuvier 1796
Indri indri (Gmelin 1788)

Famille des DAUBENTONIIDAE

Formule dentaire $\frac{1}{1}$ I $\frac{0}{0}$ C $\frac{1}{0}$ P $\frac{3}{3}$ M

Genre *Daubentonia* E. Geoffroy 1795
Daubentonia madagascariensis (Gmelin 1788)

IV. — LÉMURIENS MALGACHES FOSSILES

Les nombreuses fouilles et déductions anatomiques réalisées sur les espèces subfossiles (RAYBAUD 1902; JULLY et STANDING 1904; A. GRANDIDIER 1905; STANDING 1908; FONTOYNONT 1908; PERRIER DE LA BATHIE 1927; LAMBERTON 1929-1934; LENOBLE 1940; SERA 1950; HILL 1953; MAHÉ 1956; BATTISTINI et VERIN 1967; WALKER 1967; TATTERSALL 1972-1973; MAHÉ et SOURDAT et les études en cours de TATTERSALL et SELIGSOHN, permettent de mieux situer ces formes géantes parmi les formes actuelles. On pourrait ainsi résumer leur systématique :

Source : MNHN, Paris

Famille des CHEIROGALEIDAE

Aucune forme n'a été encore reconnue dans les gisements, ce qui est expliquable par la petite taille probable des échantillons.

Famille des LEMURIDAE

Sous-famille des LEMURINAE

Genre *Lemur* (nommé primitivement *Pachylemur*)

Lemur jullyi

Lemur insignis

Ces deux taxa, d'ailleurs très voisins, pourraient, selon SELIGSOHN (1972) et TATTERSALL (1973), être rattachés au genre *Varecia*, dont ils sont très proches, malgré une taille supérieure.

Sous-famille des MEGALADAPINAE

Genre *Megaladapis*

Megaladapis edwardsi (fig. 2 et 3).

Fig. 2, crâne de *Megaladapis edwardsi*, vue latérale et supérieure.

Source : MNHN, Paris

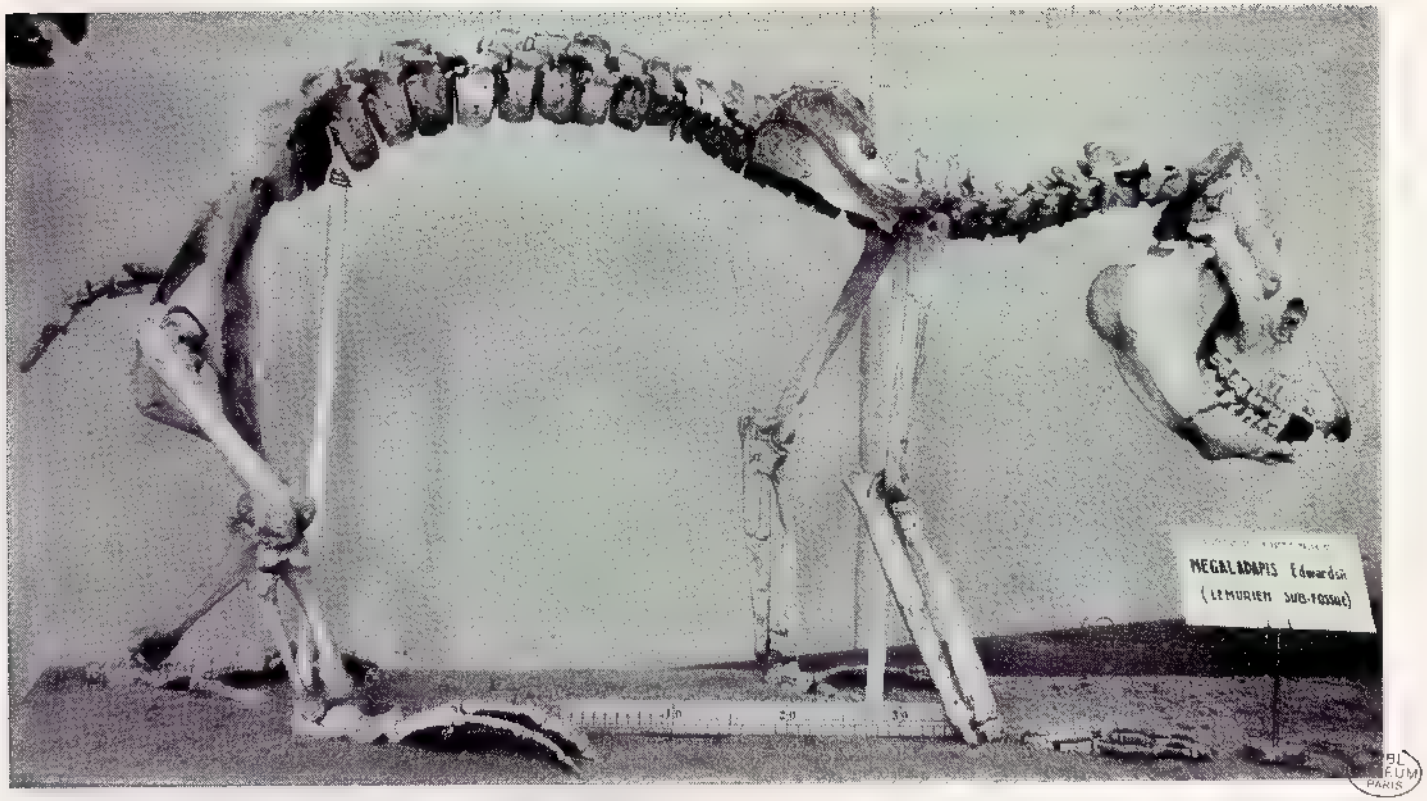


Fig. 3. squelette de *Megaladapis edwardsi* (coll. de l'Académie malgache, Tananarive).

Source : MNHN, Paris

Ce genre comprend le Lémurien subfossile de plus grande taille connu. On remarque chez cet animal un allongement du crâne, une certaine rétroflexion de la face par rapport à la base du crâne et une position très postérieure du *foramen magnum*. Ces caractères ont été considérés comme liés à la locomotion ou à la posture. On pense que ces animaux ressemblaient beaucoup, à ce point de vue, au Koala australien *(Phascolarctos)*.

L'allongement important de la face, la perte des incisives supérieures et leur remplacement probable par un prolongement plus ou moins corné, sont liés à une adaptation alimentaire particulière.

L'allongement extrême du neurocrâne serait en rapport avec les nécessités de la mastication (Tattersall 1973).

Le grand développement et l'insertion très postérieure sur le crâne du muscle temporal postérieur de la mâchoire (responsable de la crête nuchale) permettaient une morsure de force plus grande dans la partie antérieure de la mâchoire.

Tattersall (1973) considère que les autres caractères curieux du crâne de ce subfossile (énorme développement du sinus frontal, déplacement postérieur du cerveau, absence de bulle tympanique) sont des conséquences de cette adaptation ou liés à l'allométrie.

Famille des Indriidae
Sous-famille des Indriinae
Mesopropithecus globiceps
Mesopropithecus pithecoides

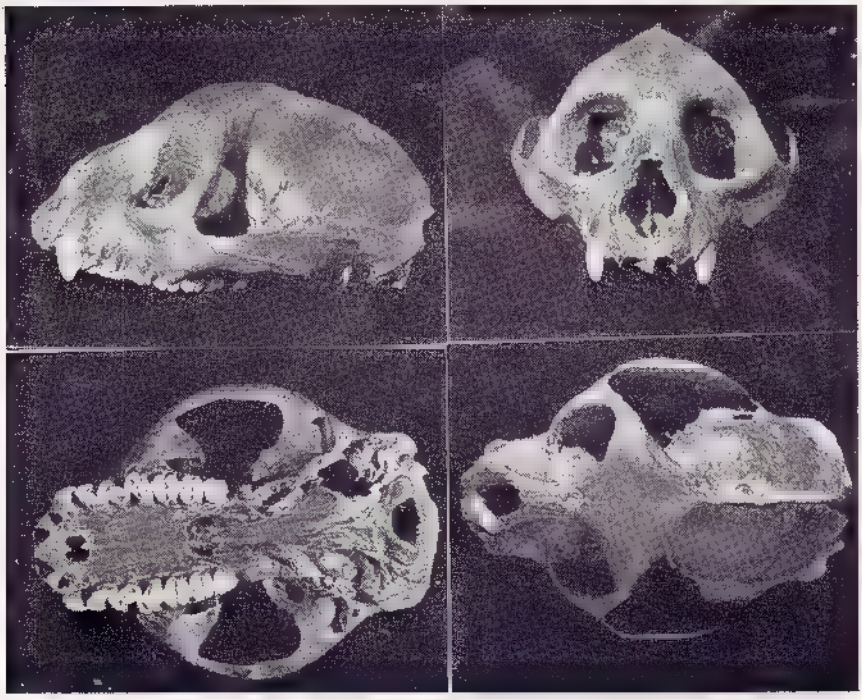


Fig. 4, crâne d'*Archaeolemur* sp.

Source : MNHN, Paris

Ces deux espèces sont assez proches des *Propithecus*, dont elles diffèrent, la deuxième surtout, par une forme plus massive. Elles auraient eu aussi, selon WALKER (1967), un mode de locomotion plus quadrupède.

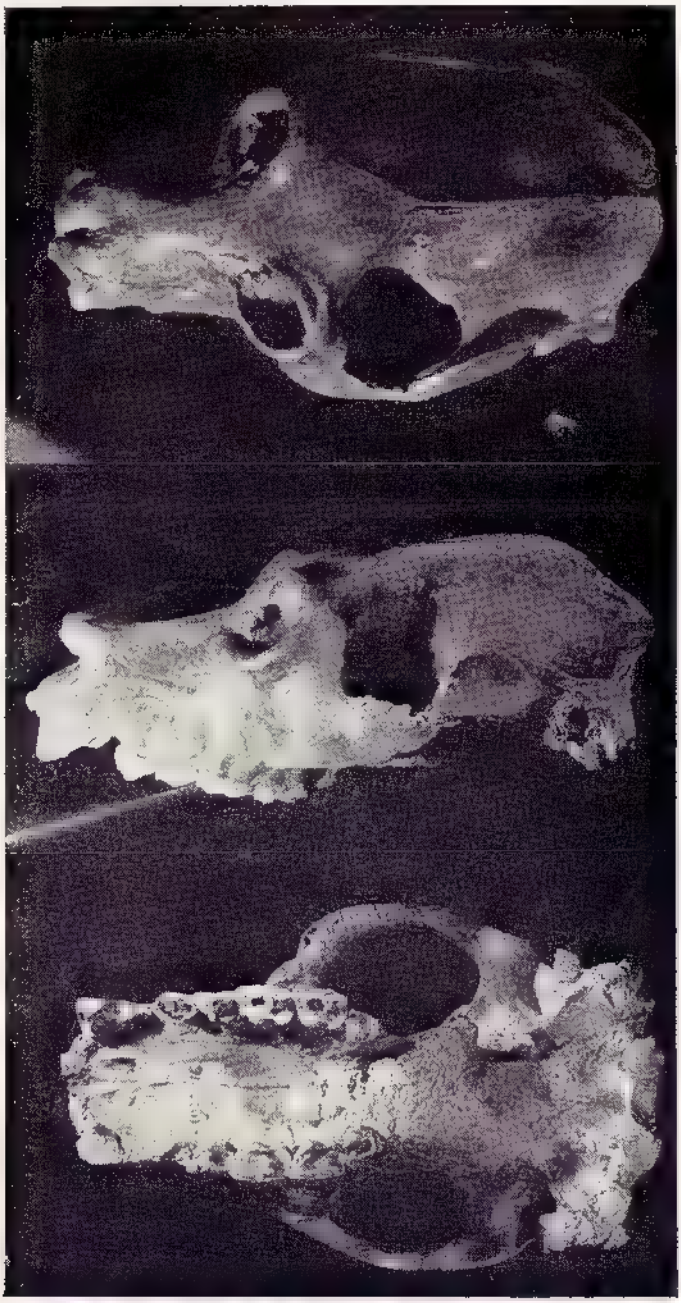


Fig. 5, crâne de *Paleopropithecus maximus*.

Source : MNHN, Paris

Sous-famille des ARCHAEOLEMURINAE (fig. 4)

Archaeolemur majori
Archaeolemur edwardsi
Hadropithecus

Ces trois formes montrent un processus de céphalisation très net (surtout bien marqué chez la troisième), mais, selon WALKER (1967), elles sont encore très proches des *Propithecus*.

La forme de leur crâne est cependant plus massive que celle des *Indriinae*, la mandibule inférieure est plus forte, avec une symphyse soudée. Il est intéressant de remarquer qu'on trouve actuellement une différence comparable entre la mandibule de *Hapalemur griseus* et celle de *H. simus*.

TATTERSALL (1973) suppose que ces formes étaient plus terrestres que les *Indriidae* actuels et que leur adaptation à un régime plus large, voisin de celui des *Papio* et *Gelada* en Afrique, expliquerait les modifications de la denture et du crâne.

Hadropithecus, le plus évolué, présente des incisives, canines et prémolaires caniniformes très réduites et serait le genre le plus adapté au milieu terrestre. C. JOLLY (1970) pense que son mode de nourriture était très voisin de celui des *Gelada* actuels *(Theropithecus)*.

Sous-famille des PALEOPROPITHECINAE (fig. 5)

Paleopropithecus
Archaeoindris

Ces deux genres diffèrent principalement des *Indriinae* par l'absence de bulle tympanique. Cette absence et la communication de l'ectotympanique avec l'extérieur par un tube ossifié sont mis en relation par TATTERSALL (1973) avec la grande taille du crâne. Un même caractère existe chez *Megaladapis*.

A part cette différence et la grande taille des animaux, ces espèces ne présentaient pas de différences considérables avec les *Indriinae*. Elles montrent cependant, par rapport à ces derniers, un allongement de la face et une modification de la partie supérieure du prémaxillaire formant le bord de l'ouverture nasale et une énorme expansion de la région angulaire de la mandibule que TATTERSALL (1973) considère comme liées à une adaptation alimentaire particulière. Ces animaux étaient en outre, selon WALKER, des brachiateurs mieux doués que les Gibbons, avec un indice intermembral de 147.

Famille des DAUBENTONIIDAE

Daubentonia robusta

Cette espèce, très semblable à l'espèce actuelle, avait probablement une taille supérieure d'un tiers.

V. — IMPORTANCE DES ÉTUDES CYTOGÉNÉTIQUES

L'importance de la cytogénétique est, comme nous l'avons vu, considérable pour la systématique des espèces actuelles et il est nécessaire, avant de pouvoir discuter de la valeur des arguments qu'elle nous apporte, d'en rappeler brièvement les principes et les méthodes. Nous pourrons ensuite utiliser ses résultats à l'occasion de l'étude des différentes espèces et les interpréter d'une façon plus critique dans un dernier chapitre consacré à l'évolution de l'ensemble du groupe.

Source : MNHN, Paris

Chaque espèce est caractérisée par le nombre et la forme de ses chromosomes : c'est la formule chromosomique [1] ou caryotype. Chez les Mammifères, les cellules somatiques ont un nombre chromosomique diploïde : 2N. On peut y distinguer des autosomes et deux chromosomes sexuels ou gonosomes. Les autosomes sont répartis en paires de chromosomes homologues. Les gonosomes forment une paire de chromosomes homologues chez la femelle : XX, et une paire de chromosomes hétérogènes chez le mâle : XY.

Pour reconnaître les deux chromosomes homologues de chaque paire, les cytogénéticiens disposent de deux critères morphologiques : l'index centromérique et la longueur relative.

a) L'index centromérique est égal au rapport de la longueur des bras les plus courts sur la longueur totale du chromosome. On peut ainsi distinguer : les chromosomes *médiocentriques* avec un index centromérique compris entre 0,50 et 0,45, les chromosomes *télocentriques proximaux* avec un index centromérique compris entre 0,45 et 0,35, les chromosomes *télocentriques distaux* avec un index centromérique inférieur à 0,35 et les chromosomes *acrocentriques* dont le centromère est repoussé à l'une des extrémités du chromosome. L'index centromérique ne peut pas être calculé pour les chromosomes acrocentriques qui, par définition, ne possèdent pas de bras.

Les chromosomes peuvent être porteurs de *satellites :* ce sont de petits fragments de chromosomes rattachés au chromosome principal par une région amincie.

b) La longueur relative d'un chromosome est égale au rapport de sa longueur sur la demi-somme des longueurs de tous les autosomes plus la longueur du chromosome X. Il n'est pas possible de la définir comme le rapport de la longueur du chromosome considéré sur la somme des longueurs des autres chromosomes car les chromosomes X et Y n'ont pas la même taille; il en résulterait que la longueur relative des chromosomes d'un mâle et d'une femelle ne serait pas la même. En n'utilisant au dénominateur que la somme de la moitié de la garniture autosomique plus le chromosome X, on évite cet obstacle.

Les travaux de nombreux cytogénéticiens tels que Robertson, White ou Matthey ont montré que l'évolution de certaines espèces s'accompagne de modifications de leur caryotype. Les remaniements chromosomiques qui en sont à l'origine sont eux-mêmes le résultat de cassures intéressant un ou plusieurs chromosomes. Les principaux remaniements chromosomiques sont :

— *L'inversion paracentrique :* Elle provient de deux cassures sur un même chromosome, suivies du retournement et du recollement du fragment médian. Ce fragment ne comprend pas le centromère de sorte que le chromosome remanié a le même aspect morphologique que celui de départ, bien que la succession des gènes ne soit plus la même.

— *L'inversion péricentrique :* Elle est le résultat des mêmes remaniements que l'inversion paracentrique, mais le fragment intermédiaire porte le centromère. Elle

(1) L'étude des formules chromosomiques est réalisée grâce à une méthode devenue maintenant classique. Une culture de cellule est faite à partir de leucocytes prélevés sur l'animal vivant. Les préparations sur lames sont colorées au Giemsa ou au bleu unna. Les techniques de dénaturation thermique (Dutrilleaux et Lejeune 1970) et d'observation en lumière U.V. (Lin 1973) ne sont utilisées que pour certains problèmes particuliers.

Source : MNHN, Paris

est donc susceptible de changer l'aspect morphologique du chromosome remanié si les cassures ne sont pas à la même distance de part et d'autre du centromère. En effet, le remaniement chromosomique affecte alors non seulement la succession des gènes, mais la place relative du centromère.

— *La translocation non réciproque :* Elle est l'échange de fragments entre des chromosomes de deux paires différentes. Si la taille des fragments échangés n'est pas la même, elle modifie également la morphologie des chromosomes.

— *La translocation réciproque :* Elle est l'échange de fragments entre deux chromosomes d'une même paire. Comme précédemment l'aspect morphologique des chromosomes peut être modifié si la taille des fragments échangés n'est pas la même.

— *La fusion centrique*, qui est un cas particulier de translocation au cours de laquelle deux chromosomes acrocentriques fusionnent par la région de leur centromère pour former un chromosome médian ou télocentrique,

Ce remaniement s'accompagnerait classiquement de la perte d'un centromère et de petits fragments chromosomiques situés au contact du centromère. Ces pertes n'auraient pas de conséquences dans la mesure où ces régions formées d'hétérochromatine sont dépourvues de gènes.

Selon Matthey (1964), la fusion centrique pourrait également se faire par simple coalescence des centromères, sans perte de matériel chromosomique.

Si ce deuxième mécanisme est possible, la fusion centrique le serait également par dédoublement d'un centromère. Un chromosome médian pourrait ainsi donner deux chromosomes acrocentriques.

Nous verrons au cours des chapitres suivants, à l'occasion de l'étude des différentes sous-familles et dans la conclusion, comment on peut, en se servant de ces données, tenter d'interpréter l'évolution chromosomique des Lémuriens malgaches.

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE DES LÉMURIENS MALGACHES ACTUELS

FAMILLE DES CHEIROGALEIDAE

SOUS-FAMILLE DES CHEIROGALEINAE Gregory 1915
(= *Cheirogaleina* Gray 1872 = *Hapalemurina* Gray 1870 = *Microcebina* Gray 1870)

Caractères généraux. — Les *Cheirogaleinae* sont répandus dans toutes les forêts de Madagascar. Ce sont des animaux nocturnes à tendance plus ou moins solitaire, au moins pendant leur activité. Ils se déplacent en courant et sautant sur les branches des arbres et des buissons en gardant le corps généralement en position horizontale par rapport au support et se nourrissent surtout d'Insectes et de fruits. Le jour, ils dorment dans des trous d'arbres ou dans des nids. La femelle a trois paires de mamelles et les jeunes, au nombre de deux à trois en général, naissent de novembre à février.

Ils se reproduisent quelquefois assez mal en captivité; ces difficultés sont en partie liées à des problèmes de régime mais aussi à des conditions d'élevage défectueuses ne permettant pas de respecter la structure sociale normale des animaux.

Les *Cheirogaleinae* peuvent être séparés en trois genres assez différents : *Microcebus*, *Cheirogaleus* et *Allocebus*.

Le genre *Allocebus* a été proposé en 1967 pour séparer *Cheirogaleus trichotis* Günther 1875 des *Cheirogaleus*, dont il diffère beaucoup par les caractères anatomiques. Par certains de ceux-ci, il se rapproche du genre *Phaner*.

1. — Genre **MICROCEBUS** E. Geoffroy

Microcebus E. Geoffroy, 1834, Cours Hist. nat. Mamm. (11e leçon, 1828), p. 24.

Les Microcèbes sont des *Cheirogaleinae* de petite taille ou de taille moyenne, au corps svelte et aux mouvements agiles. Leur régime est très varié.

I. — Systématique

1) Généralités. — Le genre *Microcebus* a été créé par E. Geoffroy pour l'espèce *M. murinus*. Il lui a été ajouté par la suite (Forsyth-Major 1894) l'espèce *M. coquereli*.

Ces deux espèces se différencient surtout par la taille mais se rapprochent par beaucoup de leurs caractères. La seconde est, cependant, beaucoup plus localisée.

Source : MNHN, Paris

On distinguait chez *M. murinus* au moins deux sous-espèces d'après la couleur du pelage et des caractères morphologiques, mais des différences anatomiques suffisamment nettes ont été mises en évidence par MARTIN *in* CHARLES DOMINIQUE et MARTIN, 1972) et ont incité cet auteur à considérer ces taxa comme des espèces distinctes.

M. coquereli semble, par contre, très constant sur toute l'étendue, d'ailleurs assez limitée et disjointe, de son aire de répartition.

Un travail considérable a été réalisé par les anciens auteurs pour caractériser les différentes formes de *Microcebus murinus* ou *M. rufus* découvertes successivement au cours du XIXe siècle.

Des descriptions anatomiques et des essais de classification nombreux ont été publiés. Il est malheureusement très difficile de faire une révision claire de la systématique de ces espèces car les différences existant entre les spécimens naturalisés ne sont souvent que des nuances dans la couleur du pelage et les différences anatomiques indiquées généralement très faibles, alors qu'une grande variabilité existe dans une même population. Il n'y a, en outre, le plus souvent, aucune indication de provenance chez les spécimens de collections.

Les essais de mise en synonymie réalisés par de nombreux auteurs sont, dans ces conditions, forcément critiquables et une étude générale de tous les petits restes de forêt de Madagascar est encore à faire pour préciser le nombre de formes existantes et leurs caractères. Nos observations sur des animaux vivants nous font distinguer provisoirement et uniquement d'après leur coloration et leur allure générale :

— Une forme rousse de l'Est (Maroantsetra, Fenerive, Périnet, Nord de Fort-Dauphin.

— Une forme rousse de l'Ouest (Ankarafantsika, Morondava).

— Une forme grise de l'Ouest et du Sud (Ankarafantsika, Morondava, Ouest de Fort-Dauphin).

— Une forme grise et rousse de la falaise de l'Angavo (Centre-Est).

Microcebus murinus (J. F. Miller)

Lemur murinus J. F. Miller, 1777, Various Subjects of Natural History, pl. XIII; Cimelia Physica, p. 25.

SYNONYMES : *minima* Boddaert, 1784; *prehensilis* Kerr, 1792; *pusillus* E. Geoffroy, 1795; *minor* E. Geoffroy, 1812; *madagascariensis* E. Geoffroy, 1812; *palmarum* Lesson, 1840; *myoxinus* Peters, 1852; *gliroides* A. Grandidier; *nain* Duncan, 1883; *griseorufus* Kollmann, 1910.

NOMS MALGACHES : Pondiky (région de Fort-Dauphin, imitation du cri; koitsiky (région de Morondava, *id.*); titilivaha (région de Morondava, peut se traduite par « qui sautille dans les lianes »); vakiandri (région de Morondava, allusion à la tache blanche du nez, mot souvent employé aussi pour désigner *Phaner furcifer*).

NOMS ÉTRANGERS : Petit microcèbe; Lesser Mouse-Lemur; Maus Zwergmaki.

Microcebus rufus E. Geoffroy

Microcebus rufus E. Geoffroy, 1834, Cours Hist. nat. Mamm. (11e leçon, 1828), p. 24. — RODE, 1939 : 440, n° 138.

SYNONYME : *smithii* Gray, 1870.

Source : MNHN, Paris

Noms malgaches : Tsidy; tsitsidy (Est et Nord-Est, imitation du cri).

Noms étrangers : Microcèbe roux; Russet Mouse-Lemur.

Microcebus coquereli (A. Grandidier)

Cheirogalus Coquereli A. Grandidier, 1867, *Rev. et Mag. de Zool.*, (2) XIX, p. 85 (Morondava). — Rode, 1939 : 440, n° 139 *a*.

Noms malgaches : Cet animal très discret est généralement inconnu des bûcherons, qui le confondent avec *Phaner furcifer*. Tiltilivaha (région de Morondava, mot pouvant se traduire par « qui sautille dans les lianes » et faisant allusion aux amas de lianes où il fait son nid, nom parfois employé pour désigner également *M. murinus*); siba (région de Morondava, mot de signification inconnue utilisé par les vieux Sakalaves pour désigner cet animal); fitily (Nord d'Ambanja, signifie qui sautille).

Noms étrangers : Microcèbe de Coquerel; Coquerel's Dwarf-lemur; Coquerels Zwergmaki.

2) Description des espèces. — Les différentes espèces de *Microcebus* se distinguent par la taille et la couleur. *M. murinus* et *M. rufus* représentent les plus petits des Lémuriens. Ils ont la taille de petits Rats.

Microcebus murinus. — *M. murinus* mesure en moyenne : tête et corps : 126 mm; queue : 132 mm. Ses oreilles sont grandes et bien visibles dans la nature (22 à 28 mm). Son pelage est gris clair lavé de roux au-dessus, blanc en dessous. Certains individus ont un ventre blanc pur; chez d'autres, il est lavé de jaune.

La forme de la falaise de l'Angavo (que nous pouvons peut-être considérer comme une sous-espèce) ressemble à la forme précédente pour la taille, mais en diffère nettement par la couleur du pelage. C'est un animal au corps de couleur générale grisâtre sans nuance rousse; le dessus de la tête et le tour des yeux sont roussâtres, ce qui donne une impression très contrastée.

Microcebus rufus. — La forme de l'Est a une taille voisine ou légèrement inférieure à celle de *M. murinus*. Ses oreilles sont courtes (14 à 18 mm). Son pelage est roux foncé au-dessus, jaunâtre en dessous. Ce Microcèbe peut présenter des variations assez grandes dans la longueur des oreilles. La population de Nosy Mangabe, par exemple, est remarquable par la taille nettement plus grande des oreilles, alors qu'elles sont très courtes sur le littoral, à 6 km de l'île.

La forme de l'Ouest a une taille nettement inférieure à celle de *M. murinus*, avec qui elle cohabite dans certaines régions. Sa queue est relativement plus longue (tête et corps : 101 mm, queue : 128 mm) et ses oreilles sont courtes mais plus grandes que celles de la forme orientale. Son pelage est roux clair. Deux exemplaires capturés au Nord de Morondava ont été conservés plus d'un an en captivité et n'ont pas varié de taille.

Dans la recherche des critères systématiques, il ne faut pas trop se laisser influencer par les variations de poids et il est important, quand on indique un poids de Microcèbe, de préciser l'état de l'animal. On peut appeler *animal adulte normal*, un animal ni maigre ni gras. Un exemplaire roux de l'Est *(M. rufus)* pesant 50 g n'est pas forcément maigre. Ce poids correspond par contre à un animal gris de l'Ouest *(M. murinus)* assez maigre.

Source : MNHN, Paris

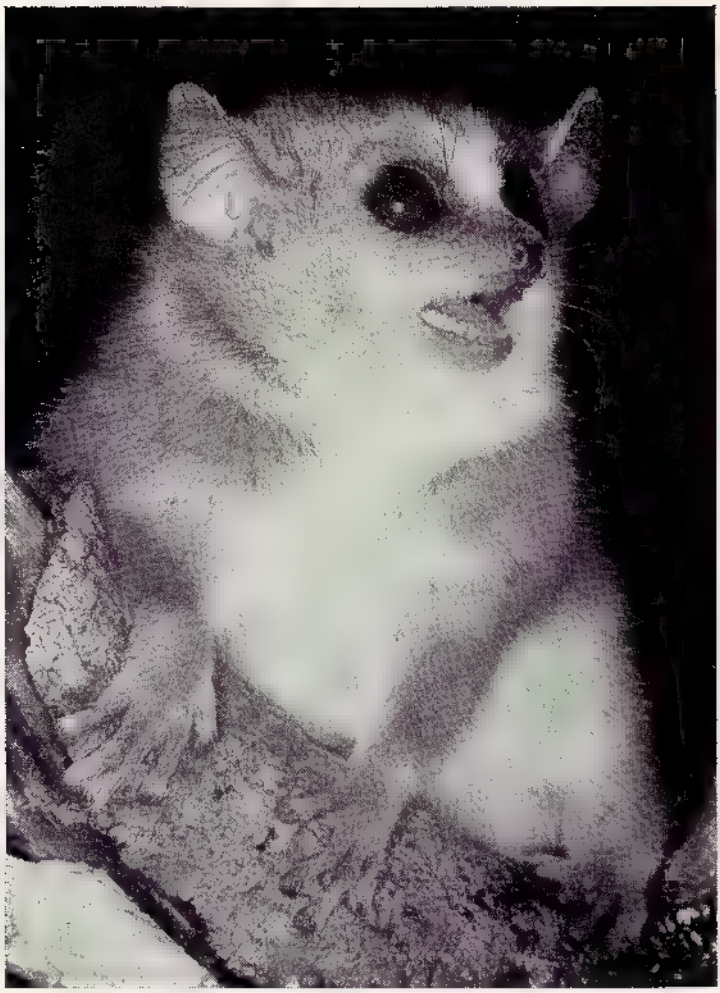


Fig. 6, *Microcebus murinus*. Posture de menace avec la bouche ouverte. Pendant un combat, les oreilles peuvent se replier dans la fourrure. On distingue bien ici les lignes de plis.

D'une façon générale, un animal adulte normal roux de l'Est ou roux de l'Ouest pèse environ 10 g de moins qu'un animal normal gris de l'Ouest. Le poids des mâles est, dans la nature, presque toujours inférieur à celui des femelles à la même période. En captivité, une femelle grossit après un œstrus, même si elle n'est pas fécondée. Elle peut ainsi rapidement atteindre un poids plus important qu'un mâle qui ne commence lui-même à grossir qu'à la fin de la saison d'activité (parfois trois mois après). Un mâle n'est, en effet, généralement pas en repos avant juillet et souvent pas avant septembre (dans le rythme adopté en Europe).

Les variations de poids peuvent se situer :

— pour un animal adulte roux de l'Est *(M. rufus)* entre 45 et 80 g;

— pour un animal adulte gris de l'Ouest *(M. murinus)* entre 55 et 90 g (l'un de nos animaux en élevage a atteint 170 g);

— pour un animal adulte roux de l'Ouest aux environs de 55 g.

Source : MNHN, Paris

Microcebus coquereli. — Il a environ trois fois la taille des espèces précédentes (poids d'un adulte normal : 385 g; mesures : tête et corps 230 mm, queue 320 mm). Ses oreilles sont grandes (environ 33 mm).

Cet animal a le pelage roux clair au-dessus, jaunâtre en dessous, avec l'extrémité de la queue brun-roux foncé.

Fig. 7, chromosomes des *Cheirogaleinae*.

Aucune variation n'a été remarquée lors de l'étude des exemplaires naturalisés; mais, au sein même d'une population, certains animaux, probablement assez âgés, sont cependant légèrement plus clairs que les autres (A.T.P. 1977).

Source : MNHN, Paris

3) Caryotypes (fig. 7). — Chez *Microcebus* le nombre diploïde de chromosomes est de 66 : 64 autosomes et 2 gonosomes. Tous les autosomes sont acrocentriques et se répartissent par paires de tailles régulièrement décroissantes. Les chromosomes les plus grands mesurent environ 12 μ, les plus petits sont punctiformes et ne dépassent pas quelques fractions de micron. Le chromosome X est submédian, le chromosome Y est un acrocentrique punctiforme. Il n'existe aucune différence entre les formules des différentes espèces de *Microcebus*.

II. — Conditions d'observations dans la nature et élevage en captivité

1) Observations dans la nature. — Pendant la journée, les Microcèbes peuvent être trouvés dans la forêt en cherchant systématiquement leurs nids en forme de boule dans les buissons (*M. rufus*, *M. coquereli* et plus rarement *M. murinus*) ou aménagés dans les trous d'arbres (*M. murinus* et *M. rufus*). Lorsqu'un nid de feuilles est habité, qu'il s'agisse de *M. murinus*, *M. rufus* ou *M. coquereli*, une simple secousse suffit à en faire jaillir le ou les occupant(s) qui, encore tout éblouis, s'arrêtent à quelques mètres pour regarder, prêts à reprendre leur fuite si le danger se précise. En général, si on ne les dérange pas plus, ils retournent dans leur nid après quelques minutes.

Pour reconnaître si les abris dans les arbres sont occupés par des *M. murinus*, il suffit souvent de frapper sur le tronc pour entendre des séries de grognements lorsqu'on met l'oreille sur le bois. Une baguette fine enfilée dans le trou provoque le même effet. S'il est dérangé, l'animal ne sort qu'exceptionnellement de son trou; il cherche au contraire à y entrer plus profondément. Ce comportement, au moins dans l'Ouest, est étroitement lié à l'action des prédateurs.

Dès le début de la nuit, il est possible d'observer facilement des *Microcebus murinus* et *rufus*. Ils sont généralement alors en pleine activité et se déplacent rapidement, recherchant les petits fruits dans les buissons ou guettant les Insectes.

Pour les repérer, la meilleure méthode est d'utiliser une « lampe frontale » ou une torche maintenue au niveau des yeux et l'on voit ainsi briller, par réflexion, le *tapetum lucidum* de leurs yeux jusqu'à 30 ou 40 m et parfois beaucoup plus. Grâce aux phares d'une voiture, il est souvent facile de repérer les animaux en bordure de la route. Si la lumière est faible ou si l'on utilise un filtre rouge, ils ne sont pas éblouis et l'on peut les suivre facilement, car à chaque arrêt ils regardent la source de lumière.

De fortes jumelles, sur lesquelles on a fixé une torche électrique au faisceau bien dirigé, rendent l'observation détaillée très aisée.

Il est souvent facile d'approcher les *Microcebus murinus* ou *rufus* à une distance de 4 à 5 m et même, parfois, en les éblouissant un peu, il est possible de les toucher. Ils se laissent piéger facilement en les attirant avec des fruits.

Pour *M. coquereli*, les difficultés d'observation sont un peu plus grandes. Il est, en effet, souvent difficile de suivre ces animaux qui se faufilent dans la végétation assez dense, en sautant sur les troncs de petits buissons, parfois à ras du sol et à une vitesse assez grande. C'est aussi un animal facile à piéger.

Source : MNHN, Paris

Nous avons aussi occasionnellement utilisé leurs cris pour repérer les *Microcebus murinus* ou *rufus*. Dans la réserve naturelle intégrale de Lokobe, tous les *M. murinus* du voisinage répondaient par des successions de cris aigus quand on faisait du bruit en écrasant des écorces. Nous n'avons cependant pas pu reproduire cette réaction ailleurs.

Vers le milieu de la nuit, quand il est rassasié, on peut souvent éclairer assez longtemps un *Microcebus murinus* ou *M. rufus* sans qu'il cherche à fuir. Il regarde l'observateur. Si la lampe est trop forte, il ferme les yeux et peut rester immobile, s'endormant plus ou moins. Il se réveille cependant brusquement et s'enfuit généralement dès qu'il entend le moindre bruit dans le feuillage ou le frottement des pas sur le sol.

La nuit, il est parfois possible d'attraper des *Microcebus murinus*, *rufus* ou *coquereli* en entourant à plusieurs un petit arbre ou un buisson où un animal a été repéré et en secouant les branches où il se tient. L'animal finit par tomber et on peut l'attraper « au vol », ou sur une branche basse où il cherche à s'agripper. Il ne cherche souvent même pas à mordre dans cette occasion.

Pour des études de quelques mois sur une population localisée, on peut reconnaître parfois individuellement un animal par un caractère particulier (taille, animal borgne, etc.). Il est préférable, cependant, de capturer les animaux et de tondre une partie plus ou moins grande de la queue. Ces marques sont visibles encore à 10 m et ne disparaissent, grâce à la repousse des poils, que quelques mois après. On peut aussi faire des entailles aux oreilles, mais elles nécessitent plus d'attention pour les reconnaître dans la nature. L'intérêt de ces entailles est de pouvoir individualiser les animaux pendant plusieurs années si l'on cherche par recaptures à suivre l'évolution d'une population.

Une fois un animal capturé, le meilleur moyen de le transporter est de l'enfermer dans un petit sac en toile.

2) Conditions d'élevage en captivité. — Le régime assez omnivore des *Microcebus murinus* et *rufus* en rend l'élevage relativement facile, car il n'est pas absolument nécessaire, pour maintenir des *Microcebus* en bonne santé, de leur donner beaucoup d'Insectes. Beaucoup d'amateurs ont gardé très longtemps des *Microcebus murinus* ou *rufus* en parfaite santé, à Madagascar, en leur donnant essentiellement du riz au lait et des bananes et, de temps en temps, des Papillons ou des Sauterelles. Un régime, comprenant de l'eau à volonté, du lait concentré dilué avec, de temps en temps, du jaune d'œuf, du miel et de la banane, peut conduire à une reproduction très correcte, au moins pendant un certain temps (élevage d'Andriantsiferana à Tananarive, comm. pers.). On peut compliquer ce régime, en ajoutant des fruits divers, du pain d'épices et des Insectes variés (Grillons, Sauterelles ou Vers de farine), ce qui correspond surtout à un apport plus grand de protéines (élevage au Laboratoire d'Écologie du Muséum national d'Histoire naturelle, à Brunoy, en France, depuis plus de 15 ans).

Les Microcèbes ont une très forte capacité d'engraissement. Ils peuvent, avec un régime riche en protéines, comme celui que nous adoptons expérimentalement dans certains cas, atteindre des poids relativement considérables et il est nécessaire de les rationner. Les animaux montrent alors un engraissement extraordinaire,

Source : MNHN, Paris

surtout visible à la base de la queue. Cet état se rencontre plus particulièrement chez des animaux vivant en captivité depuis longtemps et correspond vraisemblablement à une dégénérescence thyroïdienne pathologique.

Il semble souhaitable d'avoir des cages d'un volume suffisant, garnies de quelques branches afin que les animaux puissent sauter et courir. En les nourrissant bien, on peut les conserver à une température voisine de 18° C, mais en général la température doit être maintenue au-dessus de 20° C.

Il faut, en outre, essayer de réaliser une hygrométrie assez forte dans la pièce d'élevage (les *M. rufus* consomment nettement plus d'eau en captivité que les *M. murinus* et ils semblent, pour cette raison, plus difficiles à élever).

Des nichoirs, d'un volume assez réduit, sont en outre nécessaires pour que les animaux puissent s'y cacher pendant le jour. Dans ces conditions, des *Microcebus murinus* ou *rufus* peuvent survivre très longtemps en captivité. Nous en avons conservé en vie plus de 11 ans, ce qui est un âge relativement élevé pour un Mammifère de si petite taille.

Les jeunes *Microcebus murinus* ou *rufus* pris au nid, âgés de quelques jours, s'élèvent très bien si l'on prend soin de les nourrir régulièrement, presque « à la demande », c'est-à-dire environ toutes les deux heures, avec un pinceau trempé dans du lait condensé dilué ou avec un compte-gouttes. Ils deviennent ainsi très familiers et quand on les pose sur une table suivent en courant un objet que l'on déplace devant eux. Quand ils sont jeunes, il est nécessaire de caresser assez souvent avec un pinceau la région inguinale pour faciliter l'émission d'urine et la défécation. C'est en effet par des léchages fréquents et énergiques de cette région que la mère obtient ces effets.

Pour obtenir des adultes faciles à manipuler, nous avons souvent ainsi élevé des jeunes et d'autres chercheurs, comme Martin (1972), ont aussi réalisé cet élevage avec succès.

Même non apprivoisé, un *Microcebus murinus* ou *M. rufus* est facile à manipuler et l'on peut aisément, en le tenant correctement, éviter les morsures. Certains sont cependant très agressifs et se défendent avec acharnement, cherchant à mordre ou à s'échapper de leur cage quand on les prend à la main.

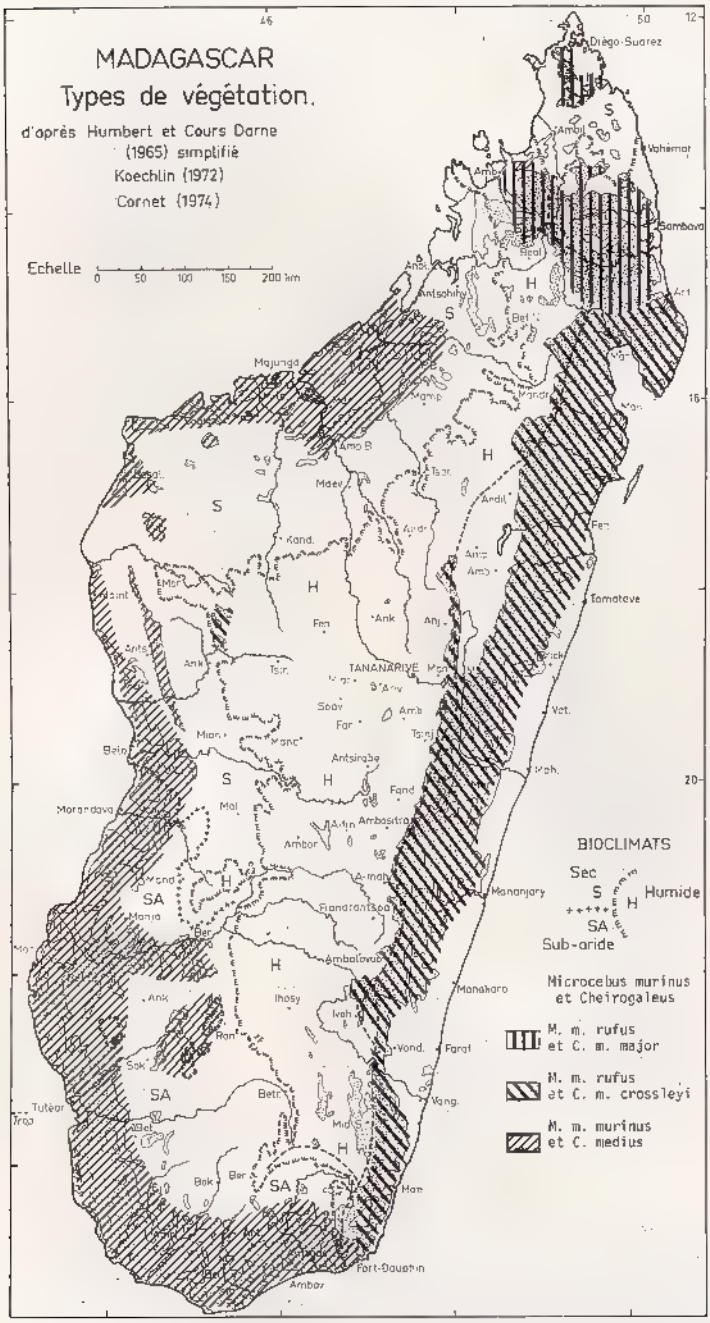
D'une façon générale, les *M. murinus* semblent plus nerveux et plus actifs en captivité que les *M. rufus*.

En captivité, si on leur laisse un espace assez grand, ils cohabitent facilement avec des *Cheirogaleus* et dorment souvent dans le même nichoir.

Les *Microcebus coquereli* s'élèvent aussi très facilement en captivité. Il faut leur donner un régime assez varié, plus d'Insectes et ils mangent avec avidité les jeunes Souris qui leur sont offertes. Contrairement aux autres *Microcebus*, les *M. coquereli* ne présentent pas de cycle d'engraissement au cours de l'année. Il semble important de les installer dans un espace assez grand pourvu de lianes et de feuillage pour qu'ils construisent un nid et développent une activité normale. Selon Pagés (comm. pers.), ils ont en effet l'habitude d'exercer des activités différentes dans des zones particulières de leur pièce d'élevage. Ce sont des animaux familiers et curieux, faciles à apprivoiser.

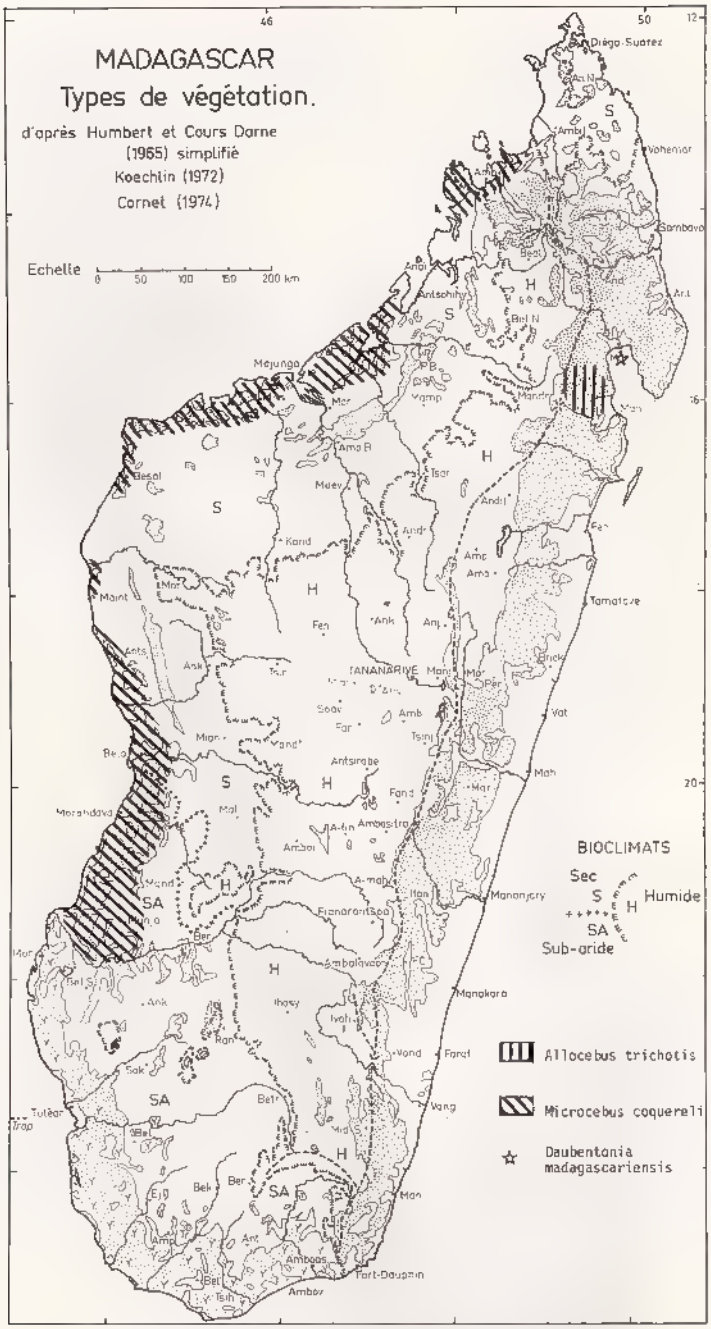
Source : MNHN, Paris

III. — Distribution géographique (cartes 1 et 2)



Carte 1. répartition de *Microcebus murinus* et *M. rufus* et de *Cheirogaleus major* et *C. medius*.

Source : MNHN, Paris



Carte 2, répartition d'*Allocebus trichotis*, de *Microcebus coquereli* et de *Daubentonia madagascariensis*.

Les petits Microcèbes sont répandus dans toutes les forêts de Madagascar. Ils vivent même dans les zones très dégradées et s'adaptent aux cultures. On les rencontre aussi bien dans la forêt humide que dans les zones très sèches recouvertes de buissons.

Source : MNHN, Paris

Comme nous l'avons vu plus haut il en existe au moins trois formes, que l'on peut probablement considérer comme des espèces :

— Une forme brune de l'Est, *M. rufus*, qui vit dans la forêt humide de tout l'Est de Madagascar.

— Une forme rousse de l'Ouest, qui a été observée très localement dans deux zones : forêt de l'Ankarafantsika, Analabe (Nord de Morondava) où elle est sympatrique avec *M. murinus*.

— Une forme grise à ventre blanc, *M. murinus*, qui est répandue dans tout l'Ouest, le Nord-Ouest et le Sud. Martin (1972) l'a notamment observée, à Mandena dans le Sud, à proximité de *M. rufus*, mais les deux formes ne semblent pas vraiment cohabiter, et Martin fait remarquer que dans la zone de Mandena, dans le Sud-Est où se trouvent juxtaposés le domaine de l'Est, au climat très humide, et le domaine du Sud, au climat sec, chacune des deux formes fréquente un type de forêt différent (fig. 8) : *M. rufus* vit dans la zone la plus humide, sur les flancs des chaînes Anosyennes tandis que l'on trouve *M. murinus* sur la zone plate, plus sèche, du littoral (la route qui longe la côte est juste à la limite des deux zones). Les précipitations sont assez abondantes et à peu près équivalentes dans les deux zones, mais l'humidité disparaît beaucoup plus vite dans la zone littorale dont le sol est sablonneux. Le Ravenala n'y pousse pas, tandis qu'il est abondant dans la zone humide toute proche. Cette distribution correspond, comme le souligne Martin, à celle des deux espèces de *Cheirogaleus* (*C. major* fréquente la zone la plus humide, tandis que *C. medius* vit dans la zone littorale sèche).

Le fait qu'une forme rousse ait été trouvée également dans l'Ouest complique un peu le problème de la répartition des Microcèbes. Nous avons en effet observé un Microcèbe roux dans l'Ankarafantsika (Petter 1962) et nous en avons trouvé deux exemplaires occupant un ancien nid de *Microcebus coquereli* en 1969 au Nord de Morondava dans une zone où vivaient des *M. murinus* typiques (plusieurs exemplaires de cette dernière forme ont été capturés à proximité dans des trous d'arbres) (Petter, Schilling et Pariente 1971). Nous avons observé à nouveau cette forme rousse de l'Ouest, en 1973, dans la même région, en faisant des observations systématiques (A.T.P. 1977). C'était en octobre-novembre pendant la période sèche et l'animal était au milieu d'une population de *M. murinus*. Il semble cependant beaucoup plus rare que ces derniers et paraît n'exister que dans les zones les plus humides de la forêt.

La forme de l'Angavo (qui pourrait être considérée comme une autre espèce ou sous-espèce) vit dans quelques restes de forêt des plateaux. Un exemplaire a été capturé près d'Ambatoloana. Il a été observé par Peyrieras (comm. pers.) dans la forêt d'Andrangoloaka et dans les petites forêts près de la route d'Analabe (Est). Son aire de répartition s'étend probablement sur toute la falaise de l'Angavo, jusque dans la forêt d'Anjozorobe.

Les petits Microcèbes peuvent être considérés comme des animaux communs dans beaucoup d'endroits à Madagascar. Ils s'adaptent assez bien aux conditions créées par la civilisation. Leur faible spécialisation alimentaire leur permet de vivre aussi bien dans la grande forêt, la forêt dégradée, les zones de fourrés et de buissons. Ils vivent également dans les zones de Bambous ou de « longosy » *(Aframomum)*. Ils se sont adaptés aux cultures de Girofliers, où ils font leurs nids, et de Caféiers, dont ils consomment les fruits en abondance. Ils pillent aussi certains arbres fruitiers.

Source : MNHN, Paris

Leur densité semble souvent nettement augmentée dans les zones de cultures, probablement à cause d'une moindre action des prédateurs, et l'on peut penser qu'ils seront les derniers Lémuriens à disparaître à Madagascar.

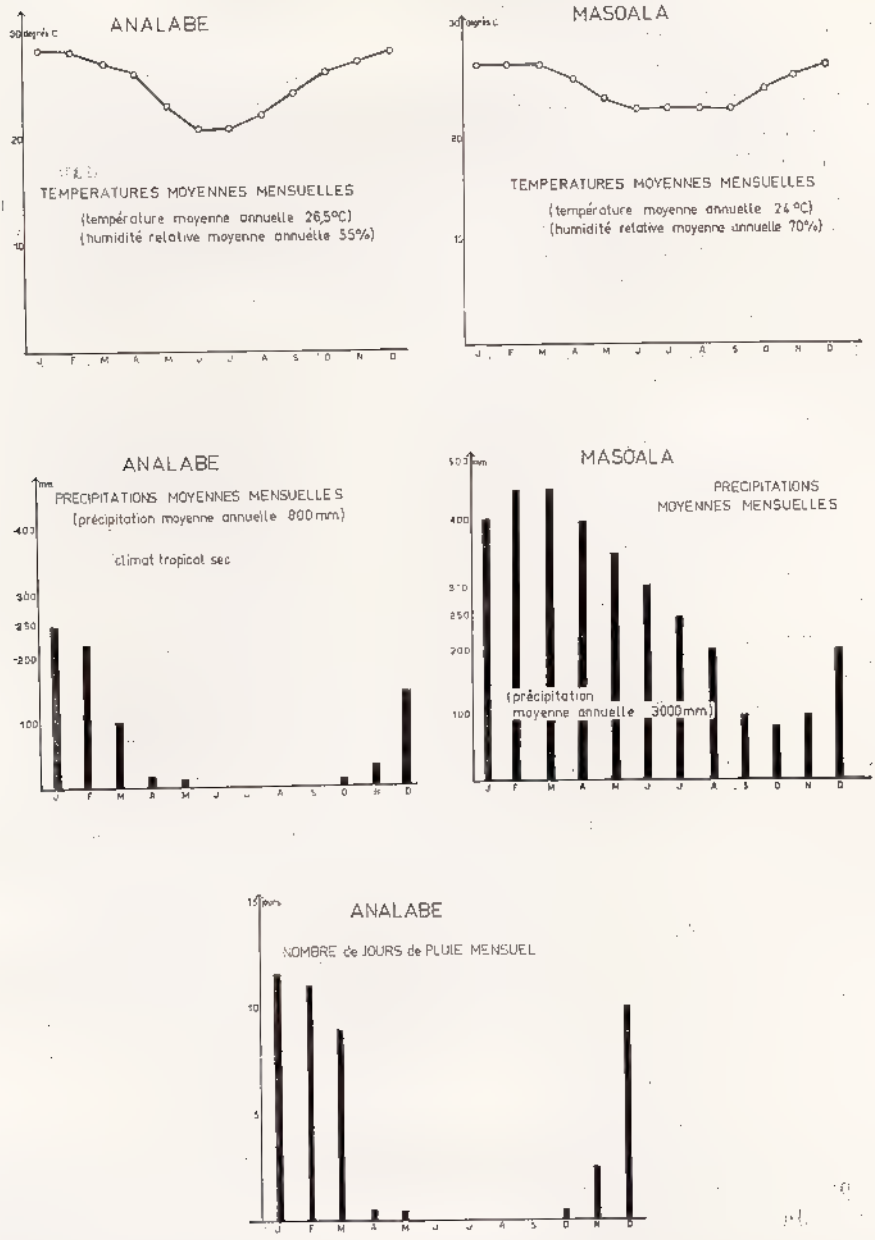


Fig. 5. — Comparaison du climat à Analabe (près de Morondava) dans l'Ouest et de la presqu'île de Masoala dans le Nord-Est de Madagascar.

Source : MNHN, Paris

Microcebus coquereli montre une aire de répartition beaucoup plus réduite. Il ne vit que dans l'Ouest, où il ne semble jamais être très commun, et son aire de répartition paraît limitée, selon les données en notre possession, aux zones littorales des régions situées entre les fleuves Onilahy et Tsiribihina et de la région d'Ambanja. Il existe probablement, au moins localement, dans les régions intermédiaires entre ces deux zones, mais nous ne pouvons pas le préciser.

Nous en avons étudié un peuplement à peu de distance de la mer dans la région de Morondava, où il vit dans les mêmes zones que *Phaner furcifer* et *Microcebus murinus*.

IV. — Caractères morphoanatomiques

1) Généralités. — *Microcebus murinus* et *M. rufus* se distinguent essentiellement de *M. coquereli* par une taille beaucoup plus faible.

Ils ont en commun des oreilles généralement assez longues, nues et membraneuses qu'ils peuvent replier et une longue queue; leur tête est ronde avec un museau

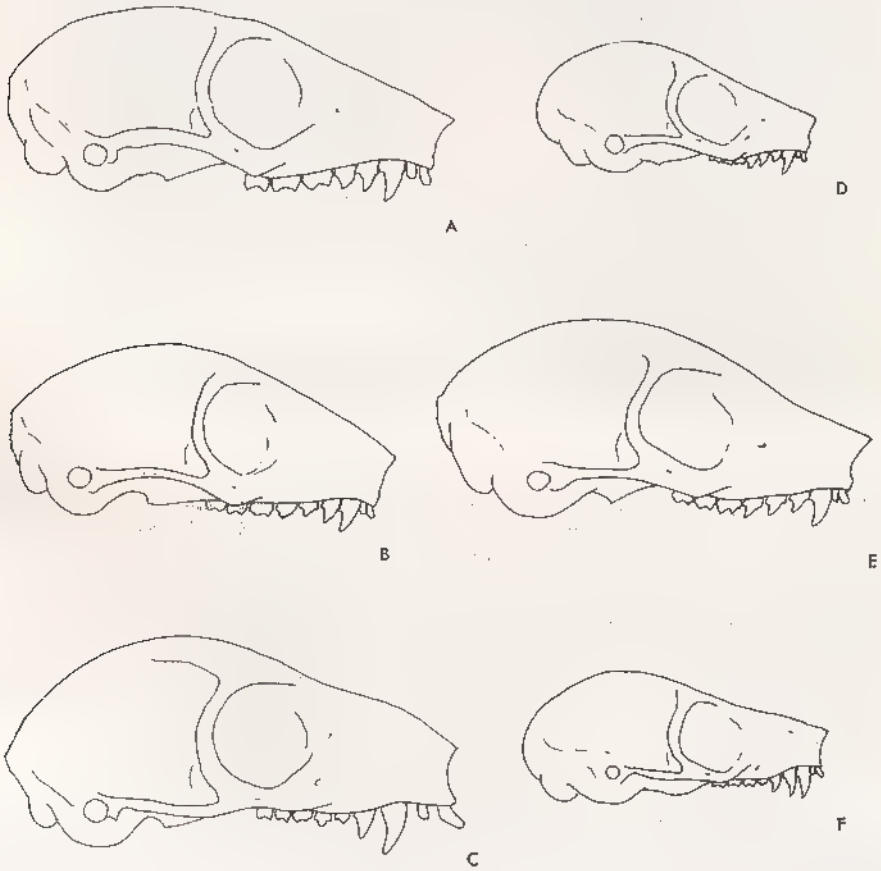


Fig. 9, vue de profil du crâne et des dents chez les *Cheirogaleidae*. — A : *Cheirogaleus major*; B : *Cheirogaleus medius*; C : *Phaner furcifer*; D : *Microcebus murinus*; E : *Microcebus coquereli*; F : *Allocebus trichotis*.

Source : MNHN, Paris

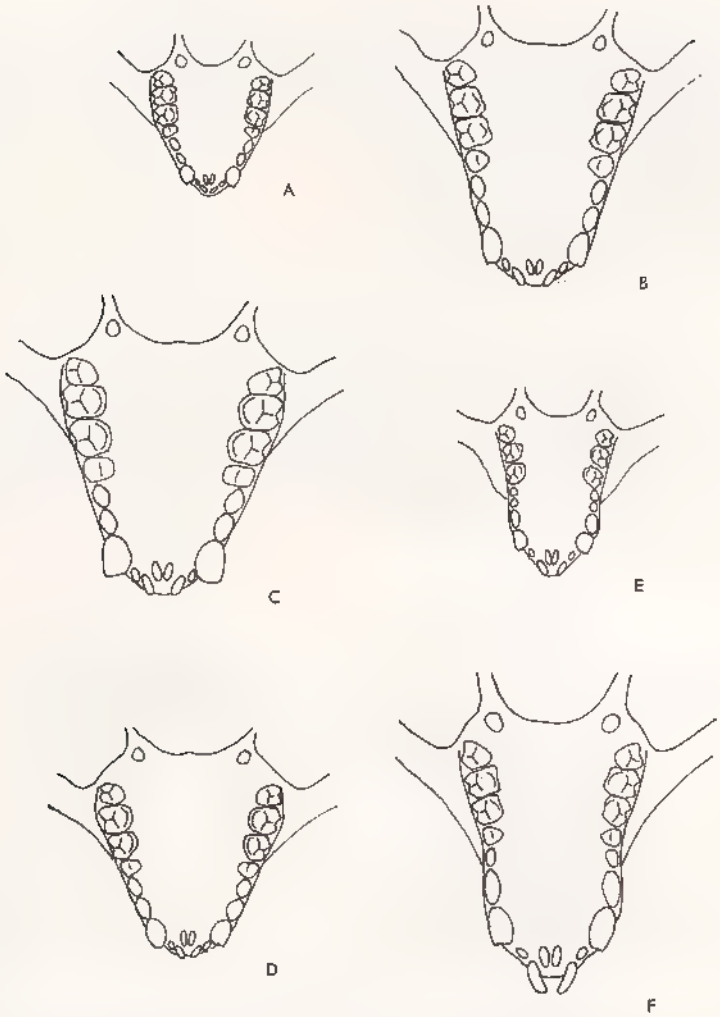


Fig. 10, forme du palais chez les *Cheirogaleidae*. — A : *Microcebus murinus*; B : *Microcebus coquereli*; C : *Cheirogaleus major*; D : *Cheirogaleus medius*; E : *Allocebus trichotis*; F : *Phaner furcifer*.

assez réduit, de gros yeux avec un *tapetum lucidum* bien développé. Leurs membres antérieurs sont plus courts que les postérieurs. Les testicules sont très gros pendant la période de reproduction, mais très réduits pendant la phase de repos. Chez *M. coquereli*, la différence entre la phase de repos et la phase d'activité est cependant moins prononcée et le temps de repos plus court.

2) Pelage, peau et glandes. — Un pelage dense et épais recouvre tout le corps. Les coussinets palmaires et plantaires des Microcèbes ont un aspect mamelonné qui se rapproche de celui des Insectivores (Rumpler et Rakotosaminamana 1971). De grandes surfaces de la partie proximale de la paume et de la sole plantaire des *Microcebus* sont encore occupées par des verrues sans crête, alors que les coussinets digitaux palmaire et plantaire en portent.

Source : MNHN, Paris

Les doigts et orteils ont des coussinets à leur extrémité interne. Ils sont aplatis et portent des crêtes longitudinales.

TABLEAU I

	Microcebus	*Cheirogaleus*	*Allocebus*	*Phaner*
Prémolaires	1re : plus courte que la 2e	1re : plus longue que la 2e	1re : caniniforme presque aussi longue que la canine. 2e : caniniforme	1re : caniniforme beaucoup plus longue que la 2e. 2e : très petite.
Molaires	grosses, cuspides pointues. *coquereli :* cingulum divisé en 2 petits tubercules sur les 2 premières molaires. *murinus* et *rufus :* tubercule postéro-interne sur les 2 premières molaires	grosses, cuspides émoussées. pas d'hypocône	petites, cuspides pointues. Un petit tubercule postéro-interne sur les 2 premières molaires	petites, cuspides pointues. Un petit tubercule postéro-interne sur les 2 premières molaires
Palais	rangées dentaires convergentes	rangées dentaires convergentes	rangées dentaires parallèles	rangées dentaires parallèles
Bulles tympaniques	*coquereli :* bulles atteignant juste, en arrière, le niveau du bord antérieur du foramen magnum. *murinus* et *rufus :* bulles dépassant en arrière le niveau du bord antérieur du foramen magnum.	bulles n'atteignant pas, en arrière, le niveau du bord antérieur du foramen magnum.	bulles très aplaties, noyées en arrière dans le renflement mastoïde.	bulles dépassant, en arrière, le niveau du bord antérieur du foramen magnum.

CARACTÈRES CRANIENS ET DENTAIRES DES *Cheirogaleinae* ET *Phanerinae*

Source : MNHN, Paris

Fig. 11, *Microcebus coquereli* à l'arrêt sur une liane et bouche ouverte, montrant bien les incisives et canines inférieures proclives formant le peigne. On remarque aussi sur la photo, la forme ovale de la pupille lorsqu'elle est contractée.

3) Crane et dents (fig. 9, 10 et 11). — Les caractères craniens des *Microcebus* sont très comparables, mais les rangées dentaires de la mâchoire supérieure convergent comme chez les *Cheirogaleus*, plus fortement chez *M. murinus* et *M. rufus* que chez *M. coquereli*. A la différence du genre *Cheirogaleus*, la première prémolaire a tendance à être plus courte que la seconde. La troisième prémolaire a une tendance molariforme, comme chez les *Cheirogaleus*, et les molaires sont également larges mais leurs cuspides sont pointues.

Les bulles tympaniques, chez *M. murinus* et *M. rufus*, dépassent en arrière le niveau du bord antérieur du *foramen magnum;* chez *M. coquereli*, elles en atteignent juste le niveau du bord antérieur.

Source : MNHN, Paris

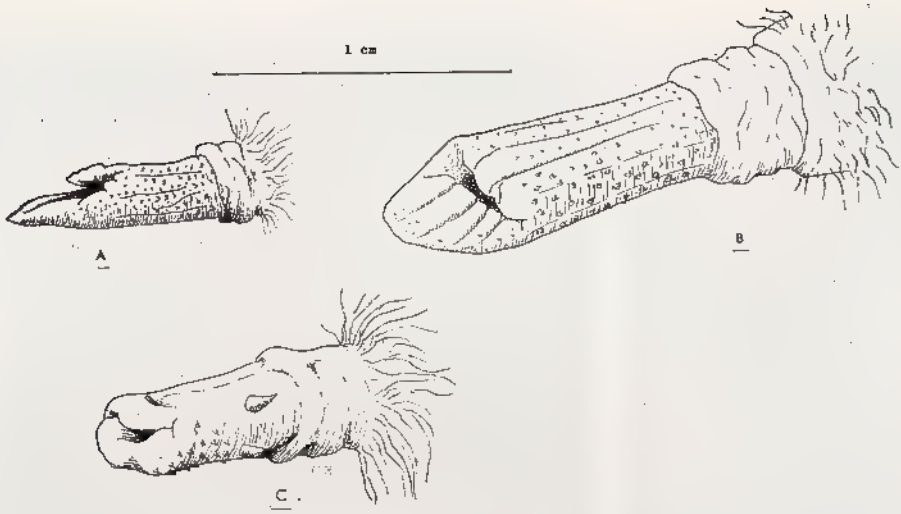


Fig. 12, pénis des *Cheirogaleidae*. A : *Microcebus murinus ;* B : *Cheirogaleus major ;* C : *Phaner furcifer* (d'après Petter-Rousseaux 1962).

4) Appareil reproducteur. — Chez les *Microcebus* le scrotum est couvert de poils et porte, à sa base, un prolongement plus étroit qui contient la queue des épididymes, très développées à la saison d'activité sexuelle. Le gland est recouvert d'écailles très petites et denticulées avec trois ou cinq pointes, situées dans de petites alvéoles serrées les unes contre les autres (fig. 12) (Petter-Rousseaux 1962).

L'urètre s'ouvre transversalement sur la face dorsale du pénis, près du sommet qui est occupé par l'extrémité bifide du baculum, laquelle fait un angle obtus vers le bas avec sa partie antérieure (Pohl 1910; Kaudern 1911; Petter-Rousseaux 1962).

Le clitoris est long et mince et l'ouverture vaginale se ferme de façon cyclique au cours de la saison d'activité sexuelle (Petter-Rousseaux 1962). Il y a d'abord turgescence et coloration rose vif de la région située à la base du clitoris, puis ouverture pendant quelques jours et enfin cicatrisation progressive.

Le cartilage clitoridien a une extrémité bifide, comme le baculum du mâle, mais il est beaucoup plus petit que ce dernier.

V. — Caractères éthoécologiques

1) Postures, locomotion, manipulation. — On peut considérer que le genre *Microcebus* possède, même si c'est parfois à l'état d'ébauche, la plupart des caractères que l'on peut observer chez les différentes formes de Lémuriens malgaches. L'hypothèse, permettant d'expliquer la radiation du groupe par développement de telle ou telle tendance présente chez cet animal, paraît donc, a priori, très plausible.

Source : MNHN, Paris

A - *Posture.*

(*a*) Chez *Microcebus murinus*, *M. rufus* et *M. coquereli*, la posture à l'arrêt, juste avant une locomotion normale (*stance* en anglais) est presque une posture de quadrupède normal, mais l'animal garde cependant les membres légèrement fléchis. Il peut se tenir le corps parallèle au support, mais on le voit souvent perché perpendiculairement à une petite branche horizontale. Il garde alors les quatre pattes rassemblées sur le même support, les deux mains s'appuyant sur la branche entre les pieds. Si la branche est inclinée, il se tient fréquemment dans une position intermédiaire.

(*b*) Au repos, *Microcebus murinus* ou *M. rufus* peut, du fait de sa petite taille, prendre des attitudes assez variées. Quand il est sur une grosse branche horizontale ou à terre, ce qui revient au même, il se tient le plus souvent posé sur ses quatre membres fléchis, le ventre touchant le support à la manière d'une Souris. Par suite de son faible poids, il peut aussi rester agrippé à un support dans des positions très variées pendant de longues périodes. On le voit souvent perché au niveau d'une petite fourche, le haut du corps et la tête encadrés par les deux branches, les pieds l'un devant l'autre posés sur la tige principale tandis que les mains s'appuient de part et d'autre sur les deux ramifications.

Microcebus coquereli (fig. 13 et 14) a le corps plus lourd, mais adopte à peu près les mêmes postures de repos que les autres espèces.

(*c*) Pendant qu'ils mangent, les *Microcebus* prennent souvent une position accroupie ou assise. Le corps se redressant, les mains sont ainsi libérées du support et peuvent être utilisées pour tenir un aliment. Ils peuvent, lorsqu'ils se nourrissent, rester assez longtemps dans des positions très variées, par exemple le corps tendu, agrippés à un support par les membres postérieurs. Ils peuvent aussi adopter toutes les postures nécessaires pour atteindre un fruit avec la bouche et les mains. Lorsqu'ils sont intrigués, ils peuvent se dresser sur les pattes postérieures, les pieds s'agrippant fortement au support et effectuer une série de mouvements en étendant ou inclinant le corps latéralement et en déplaçant la tête rapidement dans tous les sens. Ces mouvements sont identiques à ceux que l'on doit faire pour voir rapidement un détail (un Oiseau par exemple) à travers un fouillis serré de petites branches, et sont probablement adaptés à des situations identiques (par exemple pour repérer des Insectes).

(*d*) Quand ils dorment dans un nichoir, le corps est le plus souvent ramassé en boule; les pattes postérieures sont rapprochées des antérieures et la tête est rentrée sous la poitrine, entre les pattes antérieures.

B - *Locomotion.*

Microcebus murinus ou *M. rufus* semble toujours plus abondant dans les forêts secondaires ou en lisière des forêts primaires; il se tient surtout dans les arbres ou arbustes au feuillage assez dense, les fouillis de lianes ou les buissons assez touffus. Il fréquente essentiellement les fines branches, qu'il suit en courant, saute de l'une à l'autre et se faufile dans la végétation. Il passe souvent, par de petits sauts, d'une branche à une autre en se perchant, avec le corps perpendiculaire au support. On l'observe à peu près à tous les niveaux, mais il évolue surtout entre 2 et 5 mètres de hauteur. On le voit souvent tout près du sol mais en général il regagne rapidement un niveau plus élevé quand on l'approche.

Source : MNHN, Paris

Fig. 13, *Microcebus coquereli.*
Fig. 14, *Microcebus* s'agrippant à un tronc.

Quand il progresse sur une branche, il avance en général par saccades. Une course rapide de un à quelques mètres alterne avec une pose plus ou moins prolongée. Il peut aussi se déplacer par petites détentes des pattes postérieures tout en gardant le corps horizontal, ce qui lui donne une démarche sautillante tout à fait comparable à celle d'une Souris. Certains individus observés pendant la nuit restent immobiles, d'autres bougent constamment en se déplaçant très rapidement dans tous les sens, au milieu des buissons et des lianes.

Grâce à son faible poids et à sa petite taille, un petit Microcèbe peut marcher sur les branches les plus fines et se glisser dans les zones les plus touffues. Il saute avec aisance pour passer d'une branche à une autre et peut ainsi franchir facilement 2 à 3 mètres. Pendant le saut, il se sert de sa queue comme balancier et étend ses

Source : MNHN, Paris

membres lorsqu'il termine son saut sur une extrémité de branche; il peut ainsi augmenter ses chances de s'agripper au moins par une prise. Dans ce cas, il a souvent le corps horizontal à l'arrivée. Quand il saute sur un support vertical, il redresse le corps à l'arrivée et touche généralement le support avec les quatre membres à la fois.

Microcebus coquereli a une locomotion assez voisine, mais sa taille et son poids plus élevés lui font choisir des supports plus forts. Souvent, dès qu'il sort de son nid, il descend près du sol et se déplace à environ un mètre de hauteur en sautant sur les troncs des petits arbres et des buissons ou en courant sur les lianes et les branches, puis il remonte et se tient en général à un niveau compris entre 2 et 5 mètres dans la végétation.

C - *Manipulation* (fig. 15).

La main des Microcèbes est relativement peu spécialisée et morphologiquement assez comparable à la main humaine. Elle en diffère cependant par un moindre développement relatif du pouce, dont l'opposition aux autres doigts est moins marquée. Ainsi, lorsque le Microcèbe doit saisir une petite branche, la prise se fait quelquefois entre le pouce et les autres doigts; le plus souvent cependant, le deuxième doigt occupe une position intermédiaire et reste plié, son extrémité s'appuyant sur la branche. Souvent même, la prise se fait entre les deux premiers doigts d'une part et les trois autres d'autre part. Les coussinets palmaires et surtout digitaux augmentent l'adhérence aux supports, mais diminuent la précision pour les manipulations.

Fig. 15, pied et main de *Microcebus coquereli*.

Les Microcèbes se servent de leur main principalement pour s'agripper à un support. Celle-ci ne permet pas à l'animal de tenir de grosses branches, mais est parfaitement adaptée à la préhension des rameaux fins ou de petits troncs sur lesquels ils ont l'habitude de se mouvoir. Elle permet par ailleurs une locomotion sur une surface plane.

Source : MNHN, Paris

Souvent, la main sert aussi à manipuler la nourriture. Lorsqu'un fruit n'est pas trop gros, le Microcèbe cherche à le tenir pendant qu'il mange; il se met alors en position assise. C'est également de cette façon qu'il tient les Insectes : il prend, par exemple, une larve avec la main et la mange peu à peu, en la tenant par une extrémité.

Pour la capture d'un Papillon ou d'un Criquet, les deux mains sont généralement utilisées ensemble; l'animal saute alors sur sa proie, qu'il immobilise avec ses mains et sa bouche. Comme le fait remarquer Martin (1972), il est alors fréquent que cette détente soit très limitée et n'intéresse que la partie antérieure du corps tandis que les pattes postérieures restent agrippées au support; elles permettent à l'animal de revenir rapidement à sa place pour dévorer sa proie.

Ces bonds ou ces détentes limitées sont fréquemment observés dans un élevage. C'est ainsi qu'un Microcèbe agressif peut attaquer un objet qu'on approche de lui. Dans ce cas, il montre souvent une posture agressive, avec les deux bras relevés de part et d'autre de la tête, qui rappelle beaucoup la posture adoptée dans la même situation par les *Phaner* et même les *Lepilemur*. Comme eux, il peut rabattre brusquement les bras en même temps qu'il avance brutalement la tête pour mordre.

Les mains servent souvent aussi pour la toilette. La fourrure de la tête est frottée avec les deux pattes à la fois, comme le font souvent les petits Rongeurs. Un Microcèbe utilise ses mains pour tenir la queue ou, lors du léchage réciproque, tenir la tête d'un partenaire.

2) Rythme d'activité. — Dans la nature, nous avons vu et entendu des *Microcebus murinus* et *rufus* à toutes les heures de la nuit; ils sortent quelquefois plus tôt que les autres Lémuriens nocturnes, mais ce n'est pas général. Il est fréquent d'en voir passer sur le même arbre, chaque soir vers 18 heures, avant que la nuit ne soit complètement tombée. Ils sont très actifs au début de la nuit, puis probablement rassasiés après deux ou trois heures, ils diminuent leur activité. Ils redeviennent actifs vers la fin de la nuit.

En captivité, les *Microcebus murinus* et *rufus* sont généralement cachés pendant le jour dans leur nichoir mais en sortent dès la nuit tombée et restent plus ou moins actifs pendant toute la nuit. L'activité du Microcèbe varie en fait suivant son état physiologique et il est très difficile de généraliser.

Il est possible d'inverser le rythme des animaux en obscurcissant pendant le jour une pièce d'élevage et en l'éclairant au contraire pendant la nuit. Dès la nuit artificielle ainsi réalisée, ils sortent de leur abri, se mettent à manger et deviennent actifs. Après un assez long séjour en captivité, ils s'habituent même à sortir en plein jour, ce qui ne semble jamais être le cas dans la nature. Ils seraient d'ailleurs dans ce cas immédiatement attaqués par des Oiseaux (petits Rapaces ou Vangidés).

Certains auteurs, comme A. Grandidier et ceux qui l'ont cité, ont pensé que le Microcèbe présentait une période de vraie léthargie pendant le moment le moins favorable du cycle alimentaire.

En fait, dans le milieu naturel, nous n'avons jamais remarqué, chez le Microcèbe, de période d'engourdissement prolongé, comme il en existe chez les Cheirogales. Chez ce dernier, on peut en effet observer une véritable hibernation prolongée. On remarque seulement chez le Microcèbe une diminution d'activité quand la température extérieure s'abaisse au-dessous de 18° C.

Source : MNHN, Paris

Le fait que *Microcebus murinus* soit capable en captivité d'un engraissement considérable, qu'il puisse accumuler des réserves dans sa queue, comme les Cheirogales et entrer en léthargie totale si on le maintient assez longtemps aux environs de 12° C, montre qu'il possède toutes les qualités d'un hibernant bien que les réserves qu'il accumule ne lui servent normalement qu'à franchir plus facilement, sans souffrir, les périodes de disette relative, surtout dans l'Ouest et le Sud.

Des études récentes (PETTER-ROUSSEAUX 1959 et comm. pers.; PERRET 1972 et comm. pers.; ANDRIANTSIFERANA 1974-1975; CHEVILLARD comm. pers.) ont permis de préciser ces possibilités physiologiques : *M. murinus* présente un rythme annuel d'activité endocrinienne très net; l'étude cytologique de l'hypophyse (PERRET 1972) a en effet montré que les cellules à ACTH, LH, LTH et STH subissent une importante augmentation au cours du printemps. Les mesures de consommation d'O^2 (ANDRIANTSIFERANA 1974-1975; CHEVILLARD comm. pers.) reflètant le métabolisme montrent aussi une variation annuelle, comme d'ailleurs la consommation alimentaire.

Les mesures de la consommation d'O^2 ont permis, en outre, de préciser les possibilités d'adaptation de cet animal aux variations de la température externe. Ces possibilités d'adaptation ne sont pas constantes au cours de l'année et évoluent suivant le cycle endocrinien de l'animal. Le Microcèbe semble en effet plus sensible aux facteurs thermiques après la période de reproduction.

D'une façon générale, on peut considérer que la zone de thermoneutralité de cette espèce se situe entre 25 et 35° C. Pour une température inférieure à 25°, l'animal réagit en produisant de la chaleur et la consommation d'O^2 augmente. Au-dessus de 35°, sa consommation d'O^2 augmente aussi pour les besoins de la thermolyse.

Les *Microcebus coquereli* observés dans la nature sortent de leur nid dès la nuit tombée, vers 18 h 30, et y rentrent dès les premières heures de l'aube. Selon PAGÉS (comm. pers. et A.T.P. 1977), dans la forêt, leur sortie du nid semble toujours être postérieure à celle des *Phaner* et au cours du milieu de la nuit ils prennent de longues périodes de repos, se tenant plus ou moins immobiles sur une branche. Ils manifestent une grande activité au début de la nuit pour chercher leur nourriture dans la végétation basse. Ils interrompent de temps en temps leur quête par des périodes de repos ou de toilette, se tenant souvent en haut d'un arbre. La deuxième partie de la nuit, après environ 1 heure du matin, est généralement consacrée à des déplacements plus importants et rapides, hors de la zone centrale de leur domaine vital. C'est surtout lors de ces déplacements que se font les rencontres avec les congénères, ce qui peut entraîner une recrudescence des cris. Lorsqu'il fait très froid, ils diminuent leur activité, mais aucune période de léthargie n'a pu être remarquée, ni dans la nature ni en captivité. Cette activité est cependant variable dans ses manifestations au cours de l'année : selon E. PAGÉS, une activité ludique importante caractérise la période du printemps et de l'été jusqu'au moment de la reproduction, tandis que les animaux sont beaucoup plus calmes et consacrent un temps important au repos et à la toilette en automne et en hiver.

3) ABRI. — D'après nos observations et le témoignage des paysans, il semble que les *Microcebus murinus* et *rufus* utilisent presque toujours un abri pour dormir, mais MARTIN (1972) signale cependant qu'il a observé quelque fois, dans le Sud, des Microcèbes endormis seuls ou en groupe, simplement cachés dans le feuillage.

Source : MNHN, Paris

Par exemple, sur trente-deux Microcèbes découverts pendant la journée, vingt-deux étaient dans des trous d'arbres, huit étaient dans un nid fait d'une boule de feuillage, deux étaient endormis simplement protégés par du feuillage dense (fig. 16).

Fig. 16, *Microcebus murinus* dans un nid sphérique construit dans un Giroflier avec des rameaux feuillus enchevêtrés.

Dans le cas général, un trou d'arbre peu important suffit à leur petite taille et il leur est généralement aisé d'en trouver. La plupart des *Microcebus murinus* que nous avons récoltés pendant le jour, dans l'Ouest, étaient ainsi endormis dans un trou; plusieurs souvent occupaient le même abri. Le Microcèbe peut aménager cette cavité préformée et y bâtir un véritable nid de feuilles, probablement quand le trou n'est pas exactement à sa taille.

Les mesures faites systématiquement par Martin (1972) montrent que les trous choisis ont presque toujours une taille comparable, même si le tronc correspondant est très gros. Le diamètre moyen des cavités est de 9 cm (6 à 14 cm) alors que celui des troncs est de 17 cm (9 à 42 cm) ce qui correspond à une épaisseur moyenne des parois de 3,5 cm. Martin a trouvé des nids dans des trous d'arbres appartenant à 12 genres et à 17 espèces différents, et dans presque tous les cas les arbres et même les branches où étaient les trous étaient encore vivants. Ces trous sont relativement fréquents dans toutes les forêts. Dans l'Ouest, nous avons cependant trouvé nous même souvent des animaux dans des troncs morts. Une autre mesure faite par Martin (1972) est celle du diamètre des orifices de ces trous. La plupart des nids observés n'avaient qu'une seule entrée; quelques-uns en avaient deux au plus; certains présentaient une ouverture réduite correspondant à une petite fente verticale du tronc; quelques-uns avaient de très larges orifices presque verticaux ou horizontaux, en continuité du tronc habité (beaucoup de ces trous sont actuellement l'œuvre des bûcherons à la recherche de miel).

Source : MNHN, Paris

La plupart des nids observés étaient situés à plus de 40 cm de l'orifice. Les trois plus profonds : 150 cm, 280 cm et 450 cm avaient de larges orifices. Il est ainsi bien démontré que *M. murinus*, malgré sa petite taille, utilise souvent de gros troncs d'arbre pour son nid. Les petits trous sont le plus souvent inoccupés et MARTIN insiste avec raison sur l'importance de ce fait. La présence d'arbres d'un certain diamètre est probablement dans certains milieux un facteur favorable pour le maintien des populations de Microcèbes. Un gros trou évite probablement une compétition trop vive, notamment avec certains Lézards qui peuvent y cohabiter. Par contre, il permet, comme nous l'avons observé dans l'Ouest, un passage plus facile à un prédateur éventuel.

A Morondava, nous avons trouvé deux Microcèbes roux dans un nid construit par des *Microcebus coquereli*, mais tous les *Microcebus murinus* que nous avons trouvés dans la même zone étaient dans des trous d'arbres morts.

Dans l'Est, près de Périnet, nous avons également trouvé un nid de Microcèbe dans un tronc pourri à 1,50 m du sol; l'ouverture avait un diamètre d'environ 10 cm et il y avait à l'intérieur une boule assez lâche de 30 cm de diamètre environ, formée de brins d'herbe séchée.

MARTIN (1972) signale que le trou d'arbre est souvent tapissé de feuilles et qu'il peut y avoir jusqu'à 12 espèces de feuilles différentes dans un nid. Il a pu en observer un dans un bambou creux à Périnet contenant 130 feuilles de bambous; dans quatre autres observations, environ 120 feuilles furent trouvées mais souvent, surtout dans l'Ouest, il n'y avait dans le trou qu'assez peu de feuillage, formant une petite plate-forme de feuilles séchées et de débris surmontés de quelques feuilles fraîches.

PEYRIERAS (comm. pers.) et MARTIN (1972) ont aussi observé, comme BLÜNTSCHLI (1933), des nids de *M. rufus* dans des *Ravenala madagascariensis*. Ces nids étaient installés dans les cavités formées par la jonction de la base des feuilles.

A Manambia (au Sud de Maroantsetra), nous avons observé, avec PEYRIERAS, de très nombreux nids de *Microcebus rufus* faits de feuilles et de petites lianes entrelacées, à environ 4 m de haut, dans des buissons ou dans des Girofliers, donc hors de toute cavité naturelle. Ces nids avaient la forme d'une boule de 25 cm de diamètre et étaient faits de feuilles et de petits rameaux étroitement entrelacés; le tout étant bien abrité dans le feuillage.

MARTIN a observé le même type de structure sur des nids qui étaient tous bien abrités au milieu d'un feuillage dense et beaucoup des feuilles le constituant étaient groupées par deux à six sur de petits rameaux. Le trou central mesurait 8 à 10 cm de diamètre et s'ouvrait par un orifice latéral de 3 à 5 cm de diamètre; l'épaisseur des parois était d'environ 6 cm.

Trois nids ont été observés par MARTIN dans la végétation sèche du Sud. L'un était fait de petites feuilles de *Rhus perrieri* et construit sur un *Euphorbia leucodendron* au milieu de petits rameaux nus. Les deux autres étaient constitués par l'entrelacement naturel de rameaux d'*Euphorbia plagiantha* aux feuilles charnues.

Dans l'Est, nous avons aussi trouvé des nids de feuilles bien abrités entre les larges feuilles des « longoso » (*Aframomum*).

Les paysans nous ont montré plusieurs fois, dans la grande forêt de l'Est, des nids de feuilles entrelacées d'une vingtaine de centimètres de diamètre qu'ils affirmaient avoir été construits par les Microcèbes. Il est cependant intéressant de noter que les Rats ordinaires, qui fréquentent même la forêt, ont souvent des nids très

Source : MNHN, Paris

semblables. Comme le remarque MARTIN (1972), les nids de *Microcebus* sont généralement trouvés assez bas, entre 2 et 4 mètres de haut. Il se peut cependant que des nids situés plus haut nous échappent.

Des observations de MARTIN et la découverte de vieux nids habités, remplis de débris anciens, montrent que ces nids peuvent être occupés longtemps par les mêmes animaux. Cela ne veut pas dire cependant, comme le fait remarquer encore MARTIN, que les mêmes individus occupent le même nid toutes les nuits, certains nids apparemment abandonnés pouvant être occupés à certaines périodes.

Toutes ces observations sur l'implantation, la forme ou la structure des abris sont plus intéressantes quand on connaît mieux la méthode de chasse des prédateurs. Parmi ceux-ci, les *Viverridae* de petite taille, comme les *Galidia* dans l'Est et les *Mungotictis* dans l'Ouest, semblent jouer un rôle prédominant. Les premiers ont souvent été observés en train de chasser au milieu de gros paquets de lianes où ils se faufilent avec aisance. Ils découvrent ainsi certainement assez souvent des nids dont ils dévorent les occupants. Dans l'Ouest, les *Mungotictis* cherchent activement les arbres creux. Quand ils repèrent un abri de Microcèbe, ils se rassemblent à deux ou trois et, grimpant sur le tronc, déploient une grande activité en grattant et mordant l'orifice du trou pour en agrandir le diamètre. Lorsque celui-ci est assez large, ils arrivent à y faufiler la tête et peuvent y saisir leurs proies. Un jour, quatre Microcèbes furent ainsi dévorés, sous nos yeux; les autres occupants de l'abri purent s'enfoncer suffisamment à l'intérieur du tronc pour se protéger. On comprend ainsi l'importance du diamètre des trous et de la profondeur des boyaux.

La possession d'un abri semble également très importante pour les *Microcebus murinus* ou *rufus* captifs; s'ils en sont privés, ils se roulent en boule dans le coin le plus obscur de leur cage; dès qu'on leur présente une boîte, ils y entrent pour y dormir. Certains Microcèbes captifs y transportent tous les débris de papier ou les feuilles qu'ils trouvent. Nous avons observé ce fait avec le plus de netteté chez une femelle, lors de la naissance de ses jeunes. Elle accumula en effet des feuilles vertes dans son nichoir en bois peu avant la mise-bas, mais n'utilisa pas du coton qui était pourtant à sa disposition. Cinq jours après la naissance, elle sortit du nichoir les feuilles sèches et elle y traîna peu après, en marchant à reculons, de nouvelles feuilles vertes mises à sa disposition. Par contre, d'autres femelles ne furent pas intéressées par le feuillage dans des conditions analogues.

Certains Microcèbes captifs savent changer l'orientation de leur nichoir lorsqu'il l'est pas trop lourd (par exemple une boîte de lait condensé ouverte d'un côté) nn prenant le bord avec leurs dents, de façon à ce que l'entrée soit dans une direction epposée à celle de la lumière. D'autres retournent ce nichoir, et se faufilant en rampant oous son rebord légèrement soulevé sans le faire basculer, le laissent retomber après seur passage, s'enfermant ainsi presque hermétiquement (parfois même à plusieurs) pour passer la journée dans la boîte close.

Quand on donne plusieurs nichoirs à un groupe de Microcèbes captifs, ils se rassemblent généralement tous dans un seul, même s'il est trop petit et que la majeure partie du corps de l'un d'entre eux reste en dehors. Le nichoir le plus haut situé est généralement choisi de préférence.

— *Microcebus coquereli*, comme l'avait déjà observé POLLEN en 1868, a à peu près les mêmes habitudes que *M. murinus*. Il passe la journée dans un nid d'une trentaine de centimètres de diamètre (fig. 17).

Source : MNHN, Paris

Fig. 17, nid de *Microcebus coquereli*. Le nid sphérique est composé de rameaux feuillus enchevêtrés.

Nous avons pu vérifier ce fait dans la région de Morondava en capturant des *M. coquereli* dans des nids de feuilles (deux mâles notamment habitaient ensemble dans un de ces nids). Certaines portions de forêt, comme celle où nous avons surtout travaillé à Analabe (Petter, Schilling et Pariente 1971), contiennent de très nombreux nids de feuillage, en forme de boule de 25 à 30 cm de diamètre, plus ou moins allongés. Ils sont généralement situés entre 5 et 10 m de hauteur dans un arbre servant de support et envahi par des lianes (notamment *Cecamonopsis madagascariensis*).

Le nid est le plus souvent placé dans une fourche et plus ou moins entouré d'un réseau de lianes. Parfois deux nids, un récent et un plus ancien, se trouvent à proximité l'un de l'autre. Ces nids sont toujours faits d'un rassemblement dense de rameaux intriqués. Ils peuvent être constitués de 30 à 50 rameaux, longs d'environ 25 cm. L'un d'eux comportait des rameaux appartenant à trois espèces végétales, dont la liane qui l'enserrait contre le tronc. Ces petites branches ont, au niveau de leur section, de 1 à 4 mm de diamètre et on voit nettement à cet endroit l'empreinte des dents. Certains nids sont uniquement faits de rameaux qui ont perdu leurs feuilles. Un trou rond de 4 à 6 cm, ménagé sur le côté du nid, permet à l'animal d'y pénétrer facilement.

Source : MNHN, Paris

Sur 30 nids observés, 26 étaient vides (certains étaient pourtant en parfait état et constitués de rameaux portant encore des feuilles sèches). Deux étaient occupés par des *Phaner* et deux autres par des *Microcebus coquereli*. Selon PAGES, (comm. pers.), les *Microcebus coquereli* restent souvent quelques jours dans un nid, puis en changent. Un nid utilisé un moment par un *Phaner* peut même être réutilisé par un *M. coquereli*. Nous n'avons jamais trouvé de *M. coquereli* dans un trou d'arbre.

Quatre animaux captifs, conservés à Brunoy dans une grande cage, se sont ainsi construit un gros nid sur une branche, au milieu d'une touffe de lianes, en entrelaçant des morceaux de lianes sans feuilles et des petites branches coupées de 30 cm de long; ils y dormaient tous ensemble pendant la journée.

4) RÉGIME ALIMENTAIRE. — Les *Microcebus murinus* ou *rufus* se nourrissent principalement, dans la nature, de fruits, d'Insectes et de fleurs. Le niveau qu'ils fréquentent dans les arbres est souvent lié à la recherche des fruits et des fleurs qu'ils vont chercher en haut des branches ou même parfois jusque près du sol. On observe très souvent les *Microcebus* dans les buissons à 1 ou 2 m de hauteur où ils mangent des baies. On peut souvent en voir ainsi une grande densité au bord des routes, en lisière de forêt. Sur la côte Est, nous avons remarqué à plusieurs reprises des *Microcebus* en train de manger des fruits de *Lantana* ou de Moracées. MARTIN (1972) signale qu'à Périnet dans la forêt de l'Est, il a observé des Microcèbes en train de manger des petits fruits mauves de *Clidemia hirta* et qu'il a repéré par la suite de bons endroits pour l'observation des Microcèbes en remarquant d'abord la présence de cette plante.

De même, il a vu, à Mandena (dans le Sud), des Microcèbes manger souvent des fleurs et des fruits de *Vaccinium emirnense* (qui pousse surtout en bordure des clairières ou des chemins), ainsi que des fruits et probablement des feuilles de *Uapaca* sp. (qu'on trouve au milieu de la forêt, mais aussi en bordure des chemins). Il est d'ailleurs intéressant de remarquer, comme le fait MARTIN, que les domaines vitaux des animaux semblent correspondre étroitement aux zones de plus grande densité de ces deux végétaux. PEYRIERAS (comm. pers.) a souvent observé des *Microcebus* au bord de la mer, près de Maroantsetra, dans les petits buissons de « Vafatro », dont ils mangent les fruits. Ils s'y rendent parfois en étant obligés de faire des courses de plus de 20 ou 30 m sur le sol, dans les zones où la forêt est dégradée.

Les Microcèbes mangent beaucoup de grains de café dans les cultures et, au moment des fruits, fréquentent avec assiduité les Litchis et les Manguiers.

Nous avons, en outre, souvent observé des Microcèbes dans la nature en train de lécher des fleurs ou le pétiole de certaines feuilles. Leur langue est assez étroite et musclée. Elle peut sortir de la bouche d'environ 1 cm, ce qui leur permet d'atteindre les sucs ou les gommes situés dans des orifices assez étroits. Elle n'a cependant pas le développement ni les possibilités de celle des *Phaner*, spécialisée pour ce type d'alimentation.

Des bûcherons nous ont souvent signalé que les Microcèbes pouvaient manger quelquefois des feuilles. MARTIN (1972) confirme ce fait et signale qu'ils peuvent consommer des feuilles de *Uapaca* et de certaines lianes. Les *Microcebus* mangent aussi souvent des proies animales. Ils consomment souvent des Criquets. Nous en avons observé un, la nuit, dans le Sud de Madagascar, perché sur une branche, en train de dévorer un Criquet migrateur énorme qu'il tenait entre ses mains. Les

Source : MNHN, Paris

observations de MARTIN montrent que les Microcèbes vont assez souvent sur le sol chercher des Insectes qu'ils ont repérés depuis un buisson à faible hauteur : l'un d'eux a ainsi été vu, immobile, orientant par des mouvements alternatifs les pavillons de ses oreilles puis se précipitant sur le sol au milieu de la litière pour saisir un Insecte avec les mains et le mordre. Il remonta ensuite sur son perchoir pour le manger. Un autre fut aussi observé en train de capturer une Mante aussi longue que lui.

En captivité, les *Microcebus murinus* sont toujours très friands d'Insectes et montrent une grande excitation quand on leur donne des Criquets, Papillons de nuit, particulièrement des *Sphingidae*, Vers de farine, Blattes. MARTIN signale aussi comme proies appréciées, des Mantides, des Punaises et des Araignées. Nous les avons vu systématiquement explorer les toiles pour rechercher ces dernières. Ils sont capables, en sautant, de capturer les Mouches qui viennent dans leur cage.

La majorité de nos animaux captifs se plaisent à manger des Rats nouveau-nés et ils savent très bien tuer les Caméléons, même d'une quinzaine de centimètres de long, sans se faire mordre. Ils les attaquent par-dessus et les mangent presque complètement. On peut donc supposer que dans la nature ils peuvent parfois manger des petits Mammifères ou des Oiseaux surpris au nid pendant la nuit. Ils peuvent probablement aussi, de temps en temps, manger des larves vivant dans le bois mort.

Des contenus stomacaux obtenus par MARTIN (1972) dans diverses régions lui ont montré cependant que les aliments consommés étaient pour moins de la moitié composés d'éléments animaux et il est très probable que dans certaines régions, pendant la saison la plus défavorable (par exemple de juillet à octobre, durant les jours les plus secs dans l'Ouest), les Microcèbes arrivent à ne presque plus consommer d'Insectes. Ils peuvent, à cette époque, se nourrir en partie de gommes et de sève. Nous en avons souvent vu lécher des sécrétions d'Homoptères tombées sur des feuilles ou suintant des branches. MARTIN a remarqué la présence de fragments de coquilles de Mollusques dans des nids qu'il a explorés dans la nature et pense que ces Mollusques qui fréquentent les trous d'arbres servent au moins de complément nutritif pendant les périodes de disette.

— *Microcebus coquereli* a aussi un régime en partie carnivore et probablement très voisin de celui des *M. murinus* et *rufus*. Il peut cependant s'attaquer à des proies plus grosses. A plusieurs reprises nous avons vu des animaux descendus sur le sol au pied des arbres, à la recherche d'Insectes. Selon PAGÉS (comm. pers.), ils se déplacent souvent en sautant sur les petits troncs verticaux, près du sol, en cherchant les gros Insectes et probablement aussi des petits Rongeurs qui sont souvent très abondants au milieu des feuilles mortes.

Des animaux fraîchement capturés ont immédiatement apprécié des larves de Coléoptères et des Papillons. En captivité, ils acceptent rapidement de manger de la viande hachée et même des Souris, dont ils ne laissent que la peau. Ils dévorent aussi complètement les Camélons qui leur sont offerts.

Comme les *Microcebus murinus*, les *Microcebus coquereli* consomment pendant une partie de l'année surtout des sucs végétaux ou des gommes. En mars, nous en avons ainsi observés pendant la nuit en train de manger des gommes suintant du tronc d'un Taly (*Terminalia* sp.). En octobre, pendant la saison sèche, nous en avons souvent vus sur des lianes *(Hippocratea)* en train de repousser avec le museau

Source : MNHN, Paris

des groupes de larves d'Homoptères Auchénorhynches (*Fulgoroidea*, appartenant à la famille des *Flatidae*) (fig. 18). Ils léchaient un peu l'exsudation qui sortait des trous forés par ces Insectes, mais aussi les sécrétions de ces derniers déposées sur la liane (PETTER, SCHILLING et PARIENTE 1971). Des observations similaires ont été faites très souvent par E. PAGÉS (comm. pers.). Il semble qu'en hiver, dans la région de Morondava, ils se nourrissent presque exclusivement ainsi.

Fig. 18, *Microcebus coquereli* cherchant sur une liane les colonies d'Homoptères *Flatidae* (photo de gauche) pour lécher leurs secrétions.

Les *Microcebus coquereli* mangent aussi des petits fruits variés et, selon les bûcherons, des feuilles de *Portulaca oleracea*. Nous les avons observés en train de manger la partie charnue des fruits d'Anacardes.

5) REPRODUCTION. — Comme tous les Lémuriens, les *Microcebus murinus* et *rufus* ont une activité sexuelle saisonnière. Elle correspond grossièrement à la saison des pluies, commençant légèrement avant et se terminant en même temps. Ils s'accouplent ainsi de septembre à janvier, comme l'ont bien observé PETTER-ROUSSEAUX (1962), MARTIN (1972) et ANDRIANTSIFERANA (1973).

Pendant la majeure partie de la saison sèche, entre mai et août, les testicules sont très réduits; la masse scrotale mesure alors moins d'un centimètre de diamètre; puis ils augmentent et deviennent gros en septembre. Ils ont alors plus de trois fois le volume qu'ils avaient en juin (l'ensemble de la masse scrotale mesure alors environ 3 cm × 2,5 cm). Les testicules deviennent très importants pendant

Source : MNHN, Paris

un mois, puis ils régressent progressivement jusqu'en avril-mai. Les observations de MARTIN, faites sur de nombreux mâles trouvés dans des trous en septembre, montrent que tous sont alors sexuellement adultes.

Chez la femelle, l'orifice vulvaire est soudé pendant toute la saison sèche. Il s'ouvre lors de l'œstrus et à la naissance des jeunes (fig. 19). La première période d'œstrus se situe en septembre. Comme l'a décrit PETTER-ROUSSEAUX (1962), la peau entourant la vulve commence à rougir et enfle, quand la femelle entre en œstrus. Elle atteint son maximum en 5 jours. A ce moment, l'orifice vulvaire s'ouvre puis devient béant. La zone vulvaire est très humide et attire fortement les mâles qui viennent la sentir avec beaucoup de persévérance avant qu'il y ait copulation. L'ovulation ne se produirait que 2 à 3 jours après l'ouverture. La coloration disparaît dès l'ouverture vulvaire. L'enflure régresse mais la vulve reste encore bien ouverte pendant 5 à 6 jours.

Fig. 19, *Microcebus murinus*. — Vulve ouverte et enflée en période d'œstrus.

Après l'accouplement, on peut remarquer quelquefois la présence d'un gros bouchon muqueux qui obstrue l'orifice et le vagin. Ce bouchon a été vu après les accouplements, semble-t-il, beaucoup plus régulièrement par ANDRIANTSIFERANA (1973) dans son élevage de Tananarive. Il ne persiste que un à trois jours puis les lèvres de l'orifice vaginal se soudent. Selon ANDRIANTSIFERANA, ce bouchon vaginal existerait surtout après le premier œstrus. Observé au microscope, il apparaît constitué de spermatozoïdes et de cellules kératinisées.

En captivité, PETTER-ROUSSEAUX et ANDRIANTSIFERANA ont pu observer deux ou même, chez certaines femelles, trois ou quatre cycles d'œstrus dont la durée était de 40 à 55 jours. Une femelle est donc réceptive de deux à quatre fois pendant deux à six mois.

Source : MNHN, Paris

Lors des captures qu'il a réalisées entre le 11 et 12 septembre dans la région de Mandena, MARTIN a remarqué que sur 33 femelles, 15 présentaient une vulve largement ouverte et 6 présentaient des signes de début de gonflement ou des signes de fin d'œstrus, ce qui signifie que 70 % des femelles entrent en œstrus pendant une période de deux semaines.

Comme l'a montré PETTER-ROUSSEAUX (1962), sur des animaux maintenus en captivité, la période de gestation dure de 59 à 62 jours. Un chiffre proche de 62 jours est confirmé par ANDRIANTSIFERANA (1973) sur des animaux captifs, en élevage à Tananarive, et MARTIN (1972) a aussi pu vérifier à peu près cette durée en capturant des femelles pleines dans la zone de Mandena, un mois environ après avoir remarqué la période d'œstrus, puis en recherchant les nids avec des jeunes au début de novembre. Les femelles pleines, capturées et élevées en captivité, donnaient naissance à des jeunes en novembre et des jeunes furent trouvés dans les trous d'arbres à partir du 12 novembre. Selon MARTIN, au moins 75 % des femelles capturées à la fin de septembre étaient gestantes.

MARTIN a aussi remarqué que les *M. murinus* de la région de Mandena (dans le Sud-Est humide) et, semble-t-il, aussi les *M. rufus* de l'Est, ont un pic d'accouplements dans la deuxième semaine de septembre et un pic de naissances dans la deuxième semaine de novembre. D'autres naissances au début de février correspondent vraisemblablement à un second cycle œstrien pour les femelles qui n'ont pas été fécondées lors du premier cycle.

Selon les observations de MARTIN (1972), il semble que ces périodes soient un peu plus tardives dans des zones plus sèches. Près de Morondava, le pic des accouplements se situerait 4 à 5 semaines après et il en serait de même dans le Sud. Ce retard probable pourrait être en liaison avec un retard de la période des pluies dans les zones sèches par rapport aux régions humides.

L'existence de plusieurs œstrus successifs rend possible l'élevage de deux portées au cours de la saison. En effet, si une femelle a été fécondée dès le premier œstrus, elle peut élever ses jeunes puis être fécondée à nouveau et élever une nouvelle portée avant la fin des pluies. C'est ce qui a été observé par MARTIN, ANDRIANTSIFERANA et PETTER-ROUSSEAUX. Dans son élevage à Tananarive, ANDRIANTSIFERANA a obtenu à deux reprises deux mises-bas successives dans la même saison, avec des intervalles de 71 et 75 jours entre la première et la seconde. Il y a donc eu allaitement en même temps que gestation et la deuxième fécondation a eu lieu lors de l'œstrus post-partum. Les mères n'ont pas été affaiblies par ces deux gestations et les petits de la deuxième portée étaient bien vigoureux.

Il est difficile de distinguer, en septembre, les femelles adultes des femelles nées l'année précédente et il semble que dans la nature ces dernières soient en état de se reproduire déjà à l'âge d'un an. C'est en tout cas possible en captivité, car ANDRIANTSIFERANA comme PETTER-ROUSSEAUX ont pu obtenir des reproductions avec des femelles âgées de neuf à dix mois qui ont donné naissance à des jeunes parfaitement viables.

MARTIN (1972) a remarqué une synchronisation très nette des cycles des femelles qui cohabitaient dans les mêmes nids. Par exemple, dans un nid, six des sept femelles montraient un état de proœstrus tandis que deux autres nids contenaient respectivement trois et quatre femelles en période de postoestrus.

Source : MNHN, Paris

Selon MARTIN, le fait que des femelles occupant un nid commun montrent une nette synchronisation dans leur œstrus pourrait indiquer qu'un mécanisme lié au comportement pourrait assurer une synchronisation plus fine que la seule action du rythme lumineux. Ce phénomène pourrait avoir, selon MARTIN, un intérêt très net, la synchronisation des naissances et la présence de jeunes aux mêmes stades facilitant l'élevage en commun des jeunes dans un même nid.

Comme l'a bien montré PETTER-ROUSSEAUX (1970), l'activité sexuelle de *Microcebus murinus* semble cependant essentiellement dépendre de la photopériode. En effet, la saison de reproduction, de septembre à février à Madagascar, est inversée par le changement d'hémisphère et les observations faites à Paris en éclairement naturel pendant six années pour un total de 97 œstrus ont montré que le premier œstrus apparaissait dans la deuxième quinzaine de mars, mais que, pour la majorité des femelles (64 %), le premier œstrus de la saison avait lieu en avril et surtout dans la deuxième quinzaine de ce mois; les derniers avaient lieu dans la seconde quinzaine de juin. Les œstrus tardifs étaient d'ailleurs le fait de femelles très âgées ou très jeunes ou en mauvaises conditions physiologiques.

On pourrait ainsi imaginer, selon PETTER-ROUSSEAUX (comm. pers.), trois types d'action se conjuguant :

— une action de la photopériode, qui produirait une synchronisation à environ 15 jours près;

— une action de la température et de l'humidité produisant une synchronisation à environ 10 jours près;

— une action sociale provoquant une synchronisation à environ trois jours près.

Dans les expériences de PETTER-ROUSSEAUX, chez des animaux soumis à un éclairement artificiel 16 heures de jour, 8 heures de nuit, à contre-saison, à partir du 20 septembre, les premiers œstrus sont apparus dans la seconde quinzaine de décembre. L'action de la lumière s'est donc révélée efficace déjà au bout de trois mois et demi.

L'adaptation au changement d'hémisphère a pu être mise ainsi en évidence de façon très précise : dans une première expérience, des femelles importées en France le 21 décembre (donc en période d'activité sexuelle à Madagascar) entrèrent d'abord en repos puis les œstrus réapparurent à partir de fin avril, c'est-à-dire environ quatre ou cinq mois seulement après la saison d'activité précédente. On peut penser que les jours du début de janvier étant courts par rapport aux jours malgaches de décembre, ils n'ont pas stimulé ces femelles qui ont ainsi bénéficié d'une période de repos de 3 semaines au moins avant d'être stimulées.

Des accouplements de *Microcebus murinus* ont été souvent observés en captivité (fig. 20). C'est en général le comportement très excité du mâle qui attire l'attention. Il émet un cri spécial en sautant autour de la femelle avec une grande activité. La femelle le chasse en général plusieurs fois avec des cris agressifs, avant de se laisser approcher, puis elle s'aggrippe aux parois de la cage et le mâle vient lui mordre le cou et lui enserrer le corps avec ses membres antérieurs. L'accouplement dure environ 2 minutes et généralement les deux animaux se laissent glisser jusque sur le sol de la cage. Ils semblent se séparer avec une certaine difficulté et se lèchent longuement la région génitale après s'être séparés.

Source : MNHN, Paris

Fig. 20, accouplement de *Microcebus murinus*. Le mâle lèche le cou de la femelle.

MARTIN (comm. pers.) a pu aussi observer des accouplements deux fois dans la nature, notamment dans un buisson à 3 m de haut et près d'un trou. Au moment des accouplements, les femelles, dans les deux cas, se sont mises en posture d'invitation, agrippées à une branche verticale. Dans le deuxième cas, l'accouplement a été précédé d'une véritable poursuite de la part du mâle, la femelle se défendant et menaçant par ses cris pendant plus d'un quart d'heure, dès que le mâle approchait. Il semble que la femelle soit très attractive pour les mâles au moins pendant deux jours avant d'accepter l'accouplement; les mâles sont alors très actifs et mangent peu. Les femelles se défendent vigoureusement et peuvent, dans certains cas, leur infliger de graves blessures.

— Chez *M. coquereli*, la période de reproduction est identique à celle de *M. murinus* de l'Ouest, mais on ne distingue pas de régression testiculaire aussi nette. Chez la femelle, le cycle avec cicatrisation de l'orifice vulvaire est comparable chez les deux espèces et dépend des mêmes influences.

Selon PAGÉS (comm. pers.), l'accouplement a lieu en avril et la gestation dure entre 84 et 89 jours. Une femelle qui s'est reproduite au Laboratoire de Brunoy a eu des jeunes qui sont morts à la naissance le 1er juillet 1974 et le 15 juillet 1975. Un œstrus post-partum lui a permis d'avoir à nouveau des jeunes au début de novembre 1974 et le 11 novembre 1975. La femelle s'occupe beaucoup des jeunes et peut devenir très maigre quand elle les nourrit. Il est ainsi peu probable qu'elle puisse avoir deux portées par an. Plusieurs accouplements rapides et successifs, très semblables à celui de *M. murinus*, ont pu être observés dans la même journée par PAGÉS. L'excitation du mâle culmine la veille de l'œstrus. La femelle n'étant alors pas réceptive et assez agressive, les essais d'approche du mâle se transforment souvent en jeux.

Source : MNHN, Paris

6) Le jeune (fig. 21). — Chez les *Microcebus murinus* et *rufus*, il y a généralement deux ou trois jeunes par portée. Le chiffre de deux est le nombre le plus couramment observé en captivité ou trouvé dans les nids par Rand (1935), ainsi que par Petter-Rousseaux, Martin et Andriantsiferana. Rand signale le cas d'une femelle trouvée à Tabiky qui contenait quatre embryons. Petter-Rousseaux a obtenu à Brunoy en 1973 quatre portées de trois; en 1974, une portée de trois, une portée de un; en 1975, une portée de quatre, huit portées de trois , neuf portées de deux.

Les observations de Petter-Rousseaux et Martin montrent que le sex-ratio à la naissance est à peu près 1/1.

Fig. 21, jeunes *Microcebus murinus* âgés d'environ 2 semaines, dans leur nid.

Il semble y avoir dans la nature une assez forte mortalité chez les jeunes. En effet, 25 % des femelles rencontrées par Martin dans une zone d'observation n'ont pu garder leur progéniture sauve au-delà d'une semaine et, même en captivité dans leur biotope naturel, 33 petits sont morts au cours de leur croissance pendant la première semaine.

En 1975, dans notre élevage à Brunoy (Petter-Rousseaux comm. pers.) 25 % des jeunes sont morts avant d'être adultes mais, semble-t-il, presque toujours à cause de fausses manœuvres au cours des soins. Il est vraisemblable que dans la nature, au cours de la première phase de leur développement, les jeunes soient très vulnérables et puissent être la proie d'un grand nombre de prédateurs. Les Rapaces nocturnes et diurnes, les Reptiles et les *Galidia elegans* ou *Mungotictis decemlineata* semblent être leurs principaux ennemis.

Source : MNHN, Paris

Selon Petter-Rousseaux, l'allaitement du jeune dure environ 40 jours. A la naissance, il pèse de 5 à 8 g. Il est déjà assez développé et sa croissance est rapide. Il double son poids en 2 semaines et en 5 à 6 mois il atteint le poids de 70 g. Sa tête et son dos sont recouverts de poils gris brun, avec une bande dorsale plus noire. Souvent des poils très pâles recouvrent aussi le ventre. La tête est très grosse, proportionnellement au corps. Les yeux, qui sont fermés à la naissance, s'ouvrent vers le deuxième jour. Les incisives et canines sont déjà sorties à la naissance, mais le « peigne » formé par les incisives et les canines inférieures ne s'incline vers l'avant que vers le troisième jour; les molaires sont visibles à travers la peau des gencives. Au quatrième jour, les dents inférieures sont toutes sorties; vers le septième jour, c'est le cas des supérieures.

Selon Andriantsiferana (thèse de Doctorat, 1975), pour des jeunes nés à différents moments de l'année en captivité à Tananarive, les courbes pondérales évoluent de la même façon pendant les quatre premiers mois, puis, suivant la date de naissance, il existe une phase plus ou moins longue où le poids reste stationnaire, car ce n'est qu'au mois de septembre qu'ils recommencent à croître.

Peu après la naissance, le jeune est capable de grimper et peut se tenir accroché à un support. A l'âge de 8 jours, il grimpe bien, prend une posture défensive et sait mordre. A l'âge de 15 jours, il peut se mouvoir déjà partout et commence à sauter. Dans notre élevage, c'est généralement à cet âge que les jeunes sortent pour la première fois de leur nichoir. A l'âge d'un mois, ils commencent à se nourrir seuls.

Le jeune ne cherche pas à s'accrocher à la fourrure de la mère et celle-ci le prend dans sa bouche pour le transporter (Petter, 1961, Film : Transport du jeune *M. murinus*, *Encyclopaedia Cinematographica*). Elle le tient par le milieu du dos et il garde son corps incurvé et mobile. Quand elle fuit son nid et qu'elle a deux jeunes, elle les transporte l'un après l'autre. Pendant qu'elle se déplace ainsi chargée, elle garde la tête très haute pour que le jeune ne s'accroche pas au support. Il nous est arrivé de découvrir un nid dans la nature en observant ce comportement d'une femelle en réaction à notre présence dans le voisinage. En captivité, ce transport a encore été observé avec des jeunes âgés de 20 jours; la mère a alors beaucoup de mal à les porter et ils ne se laissent pas faire facilement. Pendant les premiers jours surtout, la mère se couche généralement sur ses jeunes pour les faire têter et les réchauffer et elle les lèche très souvent. Plus tard, ils grimpent fréquemment sur son dos et jouent à côté d'elle. Dès l'âge de 20 jours, ils commencent à la lécher. Pendant leur première année, les jeunes se distinguent nettement des adultes par une activité plus grande. Ils restent plus maigres et gardent une queue fine pendant leur premier hiver.

— *Microcebus coquereli* semble avoir régulièrement deux jeunes par portée. Cinq naissances observées en captivité au Laboratoire de Brunoy ont toutes confirmé ce chiffre (Pagés comm. pers.).

Comme pour *M. murinus*, la croissance des jeunes est très rapide. Selon les observations de Pagés, les jeunes pèsent environ 12 g à la naissance. Ils sont installés par la mère dans un nichoir et en sortent pour la première fois 13 à 20 jours après la naissance. Ils doublent leur poids en une dizaine de jours. A l'âge de 2 jours ils ont les yeux ouverts et leur corps est couvert de duvet clair. Certains jeunes sont recouverts de poils roux dès l'âge de 15 jours, d'autres seulement plus tard. Ils savent déjà s'agripper à un support peu après la naissance.

Source : MNHN, Paris

La progression de leur développement a été suivie en détail par E. Pagès. A l'âge de 8 jours, ils se déplacent faiblement avec les pattes écartées et manifestent déjà leur colère par de petits grognements et des menaces. A l'âge de 12 jours, l'un d'eux est observé en train de flairer sa patte, puis un congénère. Ils peuvent regarder un objet en levant la tête sans pouvoir cependant le suivre des yeux. A l'âge de 13 jours, ils commencent à suivre des yeux un objet en déplacement. A 14 jours, ils orientent bien leurs oreilles en direction d'un bruit. A 16 jours, ils observent un objet de loin pour la première fois, se grattent et se déplacent facilement. A l'âge de 3 semaines, les jeunes sont complètement libres, mais leurs sauts sont très maladroits. Ils commencent à mordiller des brindilles. A l'âge de 24 jours, ils commencent nettement à jouer et à 25 jours sont observés en train de se balancer à l'extrémité des branches. A l'âge de 26 jours apparaît le premier intérêt pour les aliments pris par la mère; l'un d'eux lèche même son urine.

A partir de cette époque, le comportement du père se modifie. Il mord souvent le cou du jeune (comme dans les préludes d'accouplement).

A 28 jours, les périodes de jeux sont très nombreuses; ils se poursuivent souvent. A 30 jours apparaissent les premières disputes. A 32 jours, ils acceptent de manger de la banane qu'on leur tend, mais éprouvent du dégoût pour des Grillons.

A partir de ce moment, un jeune mâle mordait sans arrêt sa mère au niveau du cou (comme dans les préludes d'accouplement) et elle en gardait les poils tout collés par la salive. Ce comportement dura plus d'un mois.

A 34 jours, ils mangent seuls divers aliments sucrés. A 40 jours, ils se mettent à manger de tout et émettent des « ou » de liaison auxquels les parents répondent. A 41 jours, ils mangent facilement des Insectes. A 2 mois et demi seulement apparaissent de vraies batailles.

Au début, le jeune est pris dans la gueule pour être ramené au nid (pour les deux couples qui se sont reproduits à Brunoy, chez l'un c'était la mère, chez l'autre le père qui les rapportaient ainsi). Après l'âge de 25 jours environ, le petit, qui se déplace déjà avec vigueur, est ramené au nid par des attouchements : l'adulte le dirige vers le nid en passant par dessus ou en le frôlant et le touchant latéralement à plusieurs reprises.

7) Moyens d'intercommunication.

A - *Signaux auditifs* (fig. 22 et 23). La plupart des cris des *Microcebus murinus* sont très aigus; certains sont presque inaudibles pour l'homme ou du moins n'en perçoit-on que les fréquences les plus basses. Dans la nature, il n'est possible d'entendre ces cris que si l'on y prête une attention particulière et les sons les plus aigus sont souvent difficiles à différencier de ceux émis par les Insectes.

On a recherché si certains avaient un rôle dans l'écholocation, mais les quelques expériences réalisées dans ce but (Pariente 1974) n'ont pas permis de mettre un tel phénomène en évidence.

Les Microcèbes étant en partie insectivores, il se pourrait aussi que certains cris très aigus contribuent à attirer ou à mobiliser certaines proies mais aucune observation ni expérience n'ont encore pu être réalisées à ce sujet.

Source : MNHN, Paris

On distingue chez *Microcebus murinus* des émissions de fréquence moyenne correspondant à des signaux de contact, de refus de contact et de détresse qui sont assez faciles à caractériser et des cris aigus correspondant vraisemblablement à des cris de liaison et d'alarme beaucoup plus difficiles à interpréter (PETTER et CHARLES DOMINIQUE sous presse).

(*a*) *Cris de contact et de recherche du contact.*

Ronronnement du jeune. — Le jeune émet parfois un faible ronronnement quand il est au chaud avec sa mère. Un petit élevé très jeune au biberon devient vite familier et ronronne souvent lorsqu'il est couché au creux de la main. Nous avons, en outre, souvent observé ce ronronnement chez des animaux subadultes ou adultes très apprivoisés lorsqu'on les caressait. Cette vocalisation, comme le pense MARTIN (1972), pourrait représenter un signal social dans les rassemblements de dortoir.

Cris d'appels entre adultes. — Ces cris, que l'on peut imiter par les syllabes « Fi-tsit » répétées, sont émis en séries, généralement de 2 à 5 unités séparées par des intervalles de 3 à 5 secondes. Les cris eux-mêmes sont séparés par des intervalles de 0,2 seconde et pouvant se répéter longtemps. Ils sont émis pendant des phases de forte excitation, particulièrement en période d'activité sexuelle et peuvent être interprétés comme des cris de recherche du contact entre adultes.

Des cris plus longs et d'une structure plus complexe (plus typiquement émis semble-t-il pendant la période d'œstrus de la femelle) sont aussi émis par les mâles à d'autres périodes. Ils entraînent régulièrement une réponse, vraisemblablement d'un autre mâle qui peut être situé à plusieurs dizaines de mètres du premier. Ces cris peuvent aussi avoir une structure plus simple et ne comprendre que la deuxième syllabe du cri. Ils sont aussi dans ce cas d'une intensité plus faible.

Appel sexuel. — Au moment de l'œstrus de la femelle, le mâle émet un cri très sonore d'une structure particulière; on peut l'imiter par les syllabes « fit tsirrrr ». Il est possible cependant que la femelle réponde par un cri identique, comme c'est le cas pour le cri homologue de *Microcebus coquereli.* Tout en émettant ce cri, le mâle cherche à flairer la zone anogénitale de la femelle puis à s'accoupler. La femelle peut au début réagir par des cris aigus de colère et des grognements de menace.

Lorsqu'il émet ce cri, environ toutes les 2 à 3 secondes, l'animal a un rictus qui ressemble un peu à celui du chat qui miaule.

(*b*) *Cris de liaisons sonores.*

Signal territorial. — Comme nous l'avons vu plus haut, il est assez ardu de différencier les cris aigus de *Microcebus murinus* et la fonction de certains signaux est encore difficile à interpréter. Nous avons séparé peut-être un peu arbitrairement les vocalisations puissantes en cris de liaisons sonores et en cris d'alarme et il faut encore considérer ces distinctions comme provisoires.

Nous considérons comme cri de liaison sonore les séries de sifflements prolongés, très aigus, que l'on peut entendre dans la nature, comme en captivité, pendant de longues périodes, le soir ou à différentes heures de la nuit. Ils correspondent peut-être à une signalisation territoriale.

A l'analyse, la fondamentale, dont la fréquence se situe entre 13 000 et 18 000 Hz (généralement 14 000), apparaît comme une bande étroite. La durée des sifflements

Source : MNHN, Paris

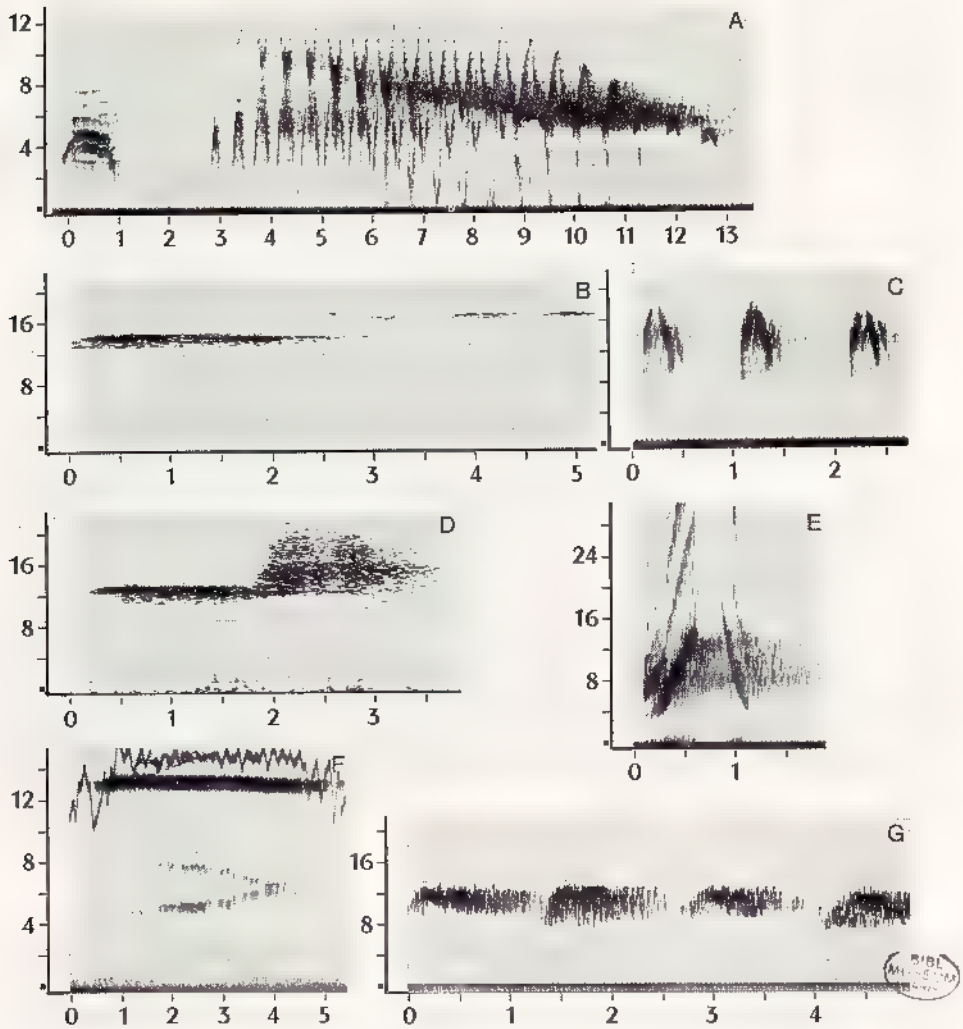


FIGURE 22.

Source : MNHN, Paris

est variable, en général autour d'une seconde. Ils se succèdent souvent de façon régulière (environ une seconde). La fin du sifflement est parfois plus intense, ce qui apparaît à l'analyse comme un élargissement de la bande de fréquence. Souvent la fréquence augmente légèrement et progressivement au cours de l'émission.

Comme nous l'avons enregistré en captivité, plusieurs individus vivant dans des cages voisines peuvent se répondre en émettant leurs cris sur des fréquences légèrement différentes; les cris se superposent alors légèrement, le début du second couvrant la fin du premier. Quand ils émettent ce cri, les animaux semblent généralement très calmes. En réponse à certains de ces sifflements moins longs et à bande de fréquence élargie, un autre Microcèbe peut émettre une série de sifflements brefs.

(c) *Cris d'alarme.* Plusieurs types de sifflements correspondent à des situations d'alarme plus ou moins intense. Les Microcèbes sont, en effet, très attentifs à tous les bruits et, suivant leur degré d'excitation, il existe toute une série de réactions d'alarme dont le paroxysme ressemble à des cris de refus de contact. Certains, classés ici provisoirement, ont peut-être une signification plus complexe. On peut distinguer :

Des séries de sifflements brefs et réguliers de fréquence élevée. — Ces séries de petits sifflements brefs ont une fréquence et une intensité voisines de celles des sifflements longs décrits comme cris de liaison. Ils correspondent eux-mêmes à une bande de fréquence de largeur généralement inférieure à 500 Hz. Ils se succèdent parfois sans interruptions pendant de longues périodes. Chaque unité dure environ

Fig. 22, *Microcebus murinus* et *Cheirogaleus major* (1).

A : Signal sexuel débutant par un sifflement modulé suivi d'une cascade d'une vingtaine de cris dont la fréquence principale décroît progressivement, tandis que l'intensité augmente (16 000 *Wide* V/2). Ce cri est comparable au cri sexuel de *M. coquereli*.

B : Sifflement aigu de *Microcebus murinus* et réponse d'un autre individu par des sifflements brefs (16 000 *Narrow* V/2).

C : Série de cris brefs agressifs de *M. murinus* (16 000 *Wide* V/2).

D : Sifflement renforcé de *Microcebus murinus* donnant l'impression de 2 cris distincts (16 000 *Narrow* V/2).

E : Cris de *M. murinus* « Fi-tsit » émis par séries successives, par exemple de 2, puis 5, puis 7, puis 5 avec 3 à 5'' entre les séries émises par un mâle excité par une femelle en œstrus (16 000 *Wide* V/2).

F : Sifflement pur de *Cheirogaleus major* (16 000 *Wide* V.n.).

G : Grognements de refus de contact de *Microcebus murinus* (16 000 *Wide* V/2).

(1) Les enregistrements des cris ont été réalisés avec un appareil portatif Nagra 3 B à des distances variables des animaux suivant les possibilités d'approche.

Les spectrogrammes ont été faits avec un Sonograph Key Electric au laboratoire du Pr. Dr. Bourlière, que nous tenons à remercier ici pour son aide.

Grâce aux spectrogrammes, il est possible de représenter d'une façon assez correcte les signaux enregistrés. Ils indiquent le rythme et la fréquence des cris (en abscisse : temps en 1/10 de seconde; en ordonnée : fréquence en kilohertz). L'intensité du noircissement du tracé donne, en outre, une indication sur la valeur relative de l'intensité acoustique du signal. Ces sonogrammes ont été réalisés à des échelles variées et en utilisant les représentations *Wide* ou *Narrow* (bande de fréquence large ou étroite) suivant les cas, afin de mieux mettre en évidence les caractéristiques des cris.

Source : MNHN, Paris

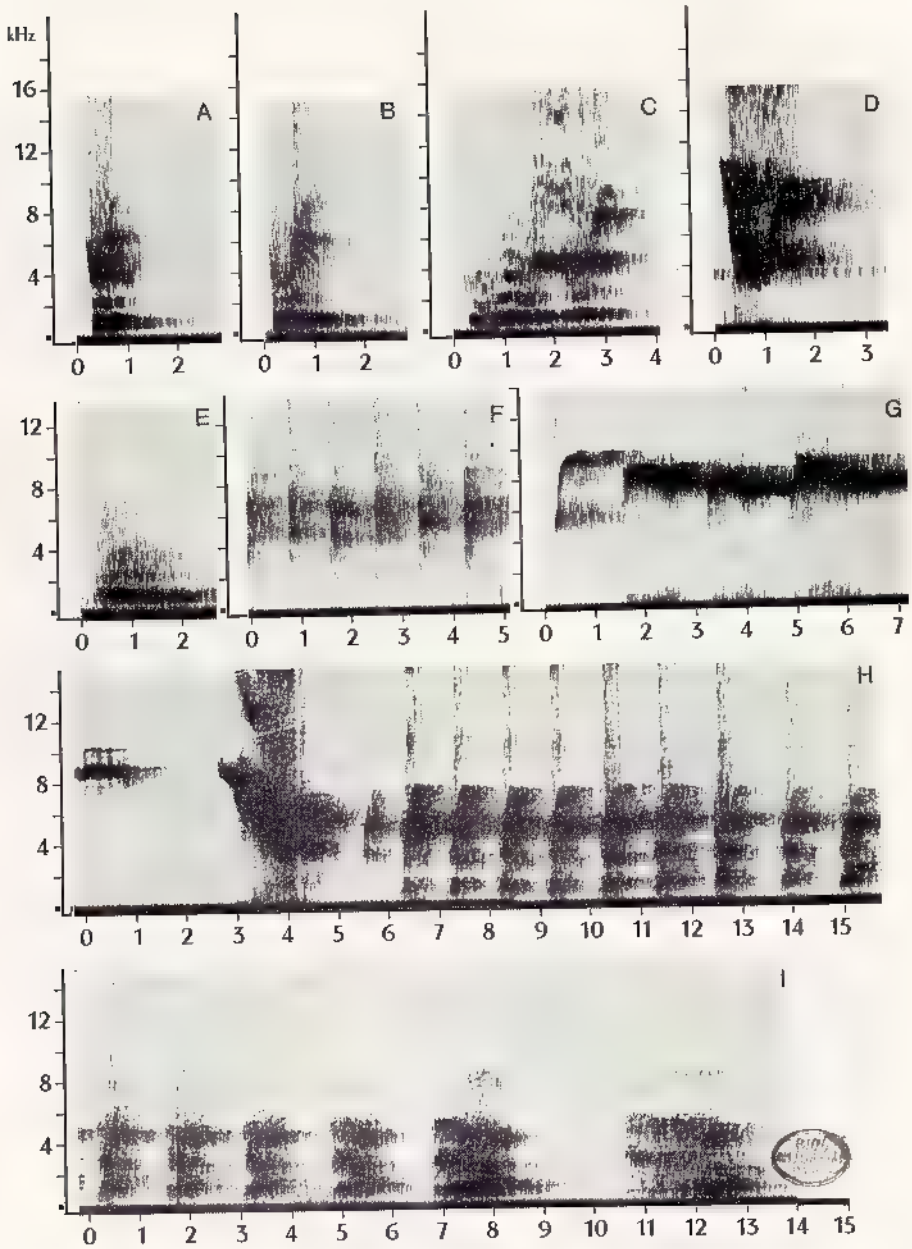


FIGURE 23.

Source : MNHN, Paris

0,05 seconde et se trouve régulièrement espacée de 0,5 à 0,8 seconde. La durée, l'intensité et l'espacement des unités sont cependant variables suivant l'excitation des animaux. Parfois, ils se succèdent si rapidement qu'il est très difficile de différencier les séries de cris des sifflements continus. Dans certains enregistrements, on constate, en outre, une diminution progressive de la fréquence.

Plusieurs individus peuvent émettre le même type de cri sur des fréquences légèrement différentes sans qu'on puisse remarquer les signes d'un dialogue, les cris se suivent ou se superposent. Les unités peuvent être émises par séries d'une dizaine toutes les secondes ou être parfois plus nombreuses. Quand il pousse ce type de cri, *Microcebus murinus* est souvent assez actif, regarde avec attention des détails de son environnement en bougeant souvent la partie antérieure du corps. La tête se déplace alors latéralement et verticalement; elle tremble et la bouche est ouverte. Si l'on approche le doigt, il présente généralement une réaction très agressive, avec morsure et transformation du sifflement en cris plus intenses et grognements (cris de refus de contact).

Sifflements brefs renforcés. — Une autre variante de ces cris consiste en des sifflements brefs renforcés. Ces cris sont isolés et se succèdent à intervalles d'une ou plusieurs secondes. On a l'impression d'entendre deux ou parfois trois cris successifs. Il s'agit en fait, comme le montre l'analyse, d'un seul cri renforcé vers la fin et non d'un cri à deux unités.

Séries de sifflements d'intensité et de rythme variables. — Des séries de sifflements peuvent, dans certaines conditions, présenter une variation régulière de leur intensité et de leur vitesse d'émission. Les unités de chaque série augmentent progressivement d'intensité et se succèdent plus rapidement au milieu pour diminuer ensuite d'intensité et de rapidité. Ces vocalisations sont entendues en captivité lorsque les Microcèbes sont très excités, sans cependant présenter de manifestations agressives (par exemple, lorsqu'on leur offre des Papillons vivants).

Fig. 23, *Microcebus coquereli.*

A : Cri d'appel d'un adulte répété toutes les 6 secondes environ, entraînant une réponse identique d'un autre individu (16 000 *Wide* V.n.).

B : Cri d'appel d'un jeune : « Pui » répété toutes les 8 secondes environ (16 000 *Wide* V.n.).

C : Autre cri d'appel d'un jeune « Piou out » (16 000 *Wide* V.n.).

D : Cri d'appel émis le soir toutes les 3 s environ par un animal isolé dans un fourré (16 000 *Wide* V.n.).

E : Cri d'une femelle « Ptiao » répété environ toutes les 6 secondes et entraînant une réponse identique d'un autre individu.

F : Cris de refus de contact. Série de cris brefs correspondant à une dispute entre 2 animaux; la série peut commencer par 1 ou 2 cris aigus correspondant au sonogramme G et se poursuivre par une dizaine de cris de durée et de distance égales, dont la fréquence et l'intensité augmentent progressivement (16 000 *Wide* V.n.).

G : Cris de refus de contact « i-u-u-u » émis quand on saisit un *M. coquereli* avec la main (16 000 *Wide* V.n.).

H : Signal sexuel en cascade. Le début correspond généralement à un sifflement pur (entre 8 et 10 KHz). Il est suivi d'un cri puissant avec une attaque dont la fréquence décroît rapidement et dont le maximum d'intensité se situe à environ 6 KHz. Les autres cris de la cascade : 18 dans le cas de l'exemple choisi (seule une partie est figurée) ont une fréquence qui décroît progressivement tandis que leur intensité croît et que leur durée ainsi que leurs intervalles passent de 0,05 à 0,2 seconde (16 000 *Wide* V.n.).

Source : MNHN, Paris

(*d*) *Cris de refus de contact.* Tous les intermédiaires existent entre les séries de petits sifflements aigus et des séries de grognements à structure binaire; les unités se rapprochent, leur intensité augmente et la bande de fréquence s'élargit.

Dans les cas de disputes, ils prennent la forme de « cascades » de cris rapides et intenses, la fréquence des éléments décroît progressivement ou se fixe aux alentours de 12 000 Hz. Ils sont également émis lors de menaces à distance. Leur rythme est très variable suivant les circonstances. Ces cris sont très sonores et s'entendent d'assez loin. C'est par ces cris que de nuit, en forêt, les animaux actifs réagissent lorsqu'on frappe les écorces.

Des grognements sont fréquemment émis lorsqu'on dérange des Microcèbes pendant leur sommeil. Les animaux présentent alors tous les états intermédiaires entre la menace calme (l'animal cherche à mieux se cacher dans son nid en émettant quelques grognements lents et graves) et la menace active (il fait face, émet des grognements, bouche grande ouverte, et bondit en avant pour mordre). Dans ce dernier cas, les manifestations vocales sont souvent accompagnées de miction et défécation.

Dans la nature, pendant la journée, on entend souvent de tels grognements lorsqu'on frappe un tronc creux abritant un groupe de Microcèbes ou même simplement, dans un groupement de sommeil, lorsqu'un animal se déplace et réveille ses congénères. Dans l'Ouest, ces grognements attirent et excitent très fortement les *Mungotictis*, lorsqu'ils chassent pendant la journée et grattent l'écorce des troncs.

(*e*) *Cris de détresse.*

Jeune. — Le jeune Microcèbe est déposé dans un nid ou dans un trou d'arbre, mais pendant la nuit la mère l'abandonne pour aller se nourrir; il reste immobile et silencieux en son absence. En captivité, lorsqu'il est isolé ou quand il a froid ou faim, il peut émettre parfois un cri faible, aigu et plaintif, auquel la mère est très sensible, car elle vient immédiatement le chercher.

Adulte. — Dans les situations de détresse rares, les *Microcebus murinus*, comme les autres *Cheirogaleidae*, émettent un cri très aigu et intense, que l'on peut imiter par la syllabe « couisc » (transcription d'un nom malgache de cet animal). Nous ne l'avons que rarement entendu (beaucoup moins que pour *M. coquereli* et *Cheirogaleus*, malgré de nombreuses manipulations) et toujours dans des conditions exceptionnelles : animal dont la queue était coincée dans une porte, après une chute grave, ou surpris par un geste de capture trop rapide. Il est émis environ toutes les secondes avec, à chaque émission, large ouverture de la bouche.

Microcebus coquereli. — Les enregistrements réalisés en captivité et dans la nature montrent chez cette espèce un éventail de cris au moins aussi varié que chez *Microcebus murinus*. S'il n'est pas possible de mettre en parallèle toutes les vocalisations de ces deux animaux, certaines sont cependant nettement comparables.

(*a*) *Cris de contact et de recherche de contact.*

Ronronnement. — Comme chez *Microcebus murinus*, le jeune animal émet un faible ronronnement lorsqu'il est léché par sa mère.

Cri d'appel mère-jeune. — Lorsqu'il est assez âgé pour se déplacer, le jeune émet souvent un cri d'appel caractéristique, une sorte de « pui » flûté plus ou moins grave. Nous l'avons souvent entendu dans la nature où il était parfois répété pen-

Source : MNHN, Paris

dant plus d'une demi-heure sans interruption. Dans la plupart des cas, deux animaux se répondaient, généralement une femelle et un jeune, à 5 h 30 peu avant le lever du jour. Les deux animaux se rejoignaient alors pour se coucher dans le même nid.

Cri sexuel. — Ce cri peut être considéré comme l'homologue du cri de *Microcebus murinus*, qu'il rappelle, en plus grave et plus sonore. Il est émis par le mâle et la femelle qui peuvent se répondre. La partie la plus caractéristique de ce cri est un gloussement en cascade, souvent précédé d'un sifflement très aigu. Le cri complet peut comprendre 19 unités après le sifflement (fig. 23).

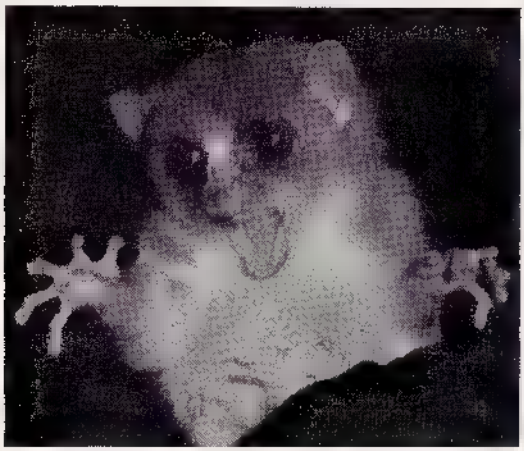


Fig. 24, *Microcebus murinus* — Posture agressive pendant l'émission de cris de refus de contact.

(*b*) *Cris de liaisons sonores.*

Cri de cohésion. — Quand ils se déplacent, les *M. coquereli* émettent un « hou » discret de basse fréquence, plus ou moins régulièrement, d'une façon automatique, qu'ils soient seuls ou à proximité d'un congénère. C'est souvent en repérant ce cri que l'on peut suivre un Microcèbe de Coquerel dans la forêt. C'est un signal de cohésion, de signification comparable au « on » du *Phaner* et à un type de grognement faible des Lémurs.

Cri d'appel entre adultes. — Ce cri que l'on peut imiter par le mot « ptiao », bien que plus prolongé, ressemble beaucoup au cri d'appel mère-jeune mais ne présente pas de renforcement d'intensité entre 4 000 et 9 000 Hz. Des cris peuvent, en outre, se succéder rapidement en séries dont les éléments sont espacés de 0,2 ou 0,3 seconde les uns des autres. Ces vocalisations correspondent à des appels et des réponses entre adultes.

(*c*) *Cris d'alarme.* Le cri d'alarme, sorte de « ptiak », peut être considéré comme une variante, avec intensité plus forte, du « ptiao » d'appel entre adultes. Nous l'avons entendu en captivité, émis par mâle isolé, proche de plusieurs autres *Microcebus coquereli*. Immédiatement alertés par le cri, ces derniers regardèrent vers le sol.

(*d*) *Cris de refus de contact.* Dans certaines situations d'affrontement, *M. coquereli* émet des cris de colère comparables, en plus intenses, à ceux de *Microcebus murinus*. Lors d'une bataille, les grognements se succèdent en cascade et deviennent plus aigus.

Source : MNHN, Paris

(*e*) *Cris de détresse.* Comme chez *M. murinus*, le jeune peut émettre une sorte de sifflement aigu s'il est séparé trop longtemps de sa mère. Chez l'adulte, le cri de détresse est caractérisé par des sons aigus brefs et répétés, de forte intensité, séparés par des grognements faibles.

B - *Signaux olfactifs.* Les *Microcebus murinus* et *rufus*, en captivité, flairent très fréquemment la branche ou le support sur lequel ils se déplacent. Il est possible que ce comportement soit le reflet d'un usage, qui nous échappe encore, de l'organe voméro-nasal ou organe de Jacobson. En effet, les études anatomiques approfondies sur cet organe (Schilling 1970) mettent en relief la bivalence des communications voméro-nasales, dont l'anatomie compliquée peut laisser imaginer diverses possibilités d'usage. Le mécanisme obligatoirement alternatif de l'organe conduit à supposer une analyse sensorielle préliminaire déclenchant l'intervention voméro-nasale par la mise en jeu du système végétatif des glandes et du tissu vasculaire érectile annexé aux récepteurs.

L'analyse sensorielle voméro-nasale ne peut être envisagée indépendamment du fonctionnement olfactif dans sa totalité et seules des expériences minutieuses en cours doivent permettre de préciser ces hypothèses.

Les Microcèbes étant fidèles à un certain territoire et revenant régulièrement à un abri de repos, les odeurs ont obligatoirement pour eux un rôle lié à la reconnaissance des lieux. De nombreuses expériences (Schilling 1976) laissent supposer un rôle des odeurs dans la familiarisation à l'environnement. Les lieux fréquentés sont fortement imprégnés de l'odeur des animaux et leur imprégnation est régulièrement entretenue par simple présence des animaux ou par une action volontaire. Ainsi, les *Microcebus murinus* ou *rufus* adultes peuvent imprégner (ou « marquer ») le milieu où ils évoluent, avec diverses sécrétions ou excrétions :

— Ils « marquent » de temps en temps un support en y frottant rapidement les deux côtés du museau, humectant ainsi le support de salive. Ce comportement semble toujours assez discret; cependant nous le verrons nettement plus accusé chez *M. coquereli* (Pagès comm. pers.).

— Les animaux conservés en captivité urinent souvent quelques gouttes lorsqu'ils s'arrêtent, mais le plus souvent sans manifester de comportement spécial. Mâles et femelles peuvent cependant montrer un type de « marquage » voisin *(urine washing)* de celui qui a été signalé notamment pour *Galago senegalensis* (Sauer 1963), chez qui nous l'avons observé très fréquemment. Un *Galago senegalensis*, alors qu'il est à l'arrêt sur une branche, urine de temps en temps quelques gouttes dans une main, y frotte deux ou trois fois le dessous de son pied du même côté, puis recommence de même avec l'autre main et l'autre pied. Il fait ces gestes assez rapidement, puis saute en général. Il ne flaire absolument pas ses mains ou l'endroit qu'il frotte pendant qu'il effectue ce manège. Le comportement de *Microcebus murinus* ou *rufus* est beaucoup plus discret. On l'observe souvent sur des animaux dans leurs cages, mais surtout lorsqu'ils s'en échappent ou se trouvent dans un milieu déjà imprégné d'odeurs. Nous l'avons notamment remarqué aussi chez un animal qui venait de rejeter brusquement une chenille au tégument nu mais très colorée. L'animal, appuyé sur ses quatre pattes sur un support horizontal, urine, ce qui mouille son pied. Il frotte alors, une ou deux fois, le dessous de celui-ci avec la main du même côté. Ce mouvement bref passe le plus souvent inaperçu. Il peut aussi rapprocher sa main et sa patte de l'orifice urinaire, urinant ainsi probablement

Source : MNHN, Paris

directement dans sa main qu'il frotte immédiatement contre la sole plantaire (SCHILLING 1976). Il frotte ensuite cette patte une ou deux fois sur le support avant de se déplacer.

— Une femelle peut aussi frotter un support directement avec son clitoris.

— Nous avons observé un autre comportement de « marquage » chez un mâle adulte mis, pendant une période où ses testicules avaient atteint leur maximum de grosseur, avec une femelle en état d'œstrus. Le mâle très excité, laissait fréquemment couler quelques gouttes d'urine, puis frottait aussitôt les poils de la base de son scrotum proéminent contre le grillage ou les bords de sa mangeoire en y appuyant son ventre et en avançant doucement. D'après l'observation d'un grand nombre d'animaux, il ne semble pourtant pas y avoir normalement, chez *Microcebus murinus* ou *rufus*, de formation glandulaire très développée sur la peau du scrotum. Celle-ci est généralement recouverte uniformément de fourrure. Elle peut cependant être presque nue chez les animaux en période d'activité.

Ces comportements de marquage se manifestent avec, semble-t-il, une intensité plus grande dans certaines situations : obscurité, forte hygrométrie, présence d'un objet étranger, etc., qui peuvent d'ailleurs jouer un rôle indirect en augmentant le degré d'excitation des animaux.

Les marquages sont d'ailleurs, comme l'a observé SCHILLING, beaucoup plus fréquents au réveil des animaux et dans des lieux nouvellement explorés. Des observations nombreuses en captivité (SCHILLING sous presse) montrent aussi que les manifestations de marquage sont plus importantes pendant la période active du cycle annuel.

Comme nous l'avons vu, la première interprétation du rôle de ces marquages était liée à l'idée d'un balisage ou, selon l'hypothèse de HEIDIGER (1950), d'une familiarisation à l'environnement, l'odeur personnelle ayant, comme le dit SCHILLING, le rôle sécurisant du « chez soi ».

Les marquages odorants ont cependant aussi un rôle social très net et, bien que cela apparaisse mieux chez les espèces plus évoluées que les *Microcebus murinus*, on peut considérer avec SCHILLING (1976), qui en a étudié en détail les différents aspects, qu'il peut aussi exister un dialogue olfactif entre les individus d'une même espèce.

Les intercommunications olfactives sont plus utiles, comme le remarque SCHILLING, que les autres systèmes de communication pour des animaux plus ou moins solitaires. En effet, le fait de pouvoir laisser un message durable représente le même avantage que la langue écrite par rapport à la langue parlée. Il est ainsi possible de transmettre des informations avec un décalage dans le temps. Il est intéressant de remarquer que les interrelations olfactives qui existent entre la mère et le jeune n'entraînent pas (SCHILLING 1974) de réactions aussi exclusives que chez certains Mammifères. En effet, il est fréquent que des mères se volent réciproquement leurs enfants. D'autre part, la manipulation à la main des nouveau-nés élevés en captivité ne semble pas troubler gravement le comportement de la mère lorsque ses jeunes lui sont rendus, imprégnés ainsi d'une nouvelle odeur.

Dans les relations sexuelles, des signaux olfactifs très efficaces sont émis par la femelle au début du cycle et déclenchent des réactions très intenses chez les mâles, mais il est possible que la présence des mâles ait aussi une action, par message

Source : MNHN, Paris

olfactif, sur les femelles pour préparer l'œstrus. Au moment du rut, on remarque toujours une forte augmentation du marquage sous toutes ses formes, surtout d'ailleurs de la part des mâles. Il est possible que les sécrétions odorantes du mâle contribuent à mieux faire accepter son approche par une femelle qui, au début du cycle, peut, le Microcèbe ne présentant pas de dimorphisme sexuel, être très dangereuse par ses réactions agressives.

Dans le cas d'animaux, comme probablement le Microcèbe, dont la structure sociale (Martin 1972) est basée sur des territoires de mâles se superposant chacun à plusieurs territoires de femelles, avec visites périodiques de ces derniers par les mâles, les sécrétions vaginales des femelles jouent certainement un rôle important. Elles permettent la reconnaissance de l'état physiologique de ces dernières, mais elles jalonnent aussi les limites de leurs territoires. Ces signaux peuvent d'ailleurs être soulignés, comme nous l'avons vu, par des signaux auditifs particuliers.

Les marquages des mâles peuvent servir de même à indiquer les limites de leurs territoires et leur signaler la présence à proximité ou les incursions éventuelles d'un voisin.

Comme il a déjà été dit, des vocalisations spéciales peuvent aussi servir, bien que d'une façon plus limitée, dans cette transmission d'information en servant, par exemple, de réponse immédiate au signal donné par le marquage récent d'un voisin. La complexité de tels comportements explique les difficultés d'interprétation du langage des odeurs, mais aussi de celui des sons lorsque, par exemple, l'usage de l'un déclenche l'utilisation de l'autre.

— Chez *M. coquereli*, les communications olfactives semblent avoir une importance tout à fait comparable mais ils dégagent souvent, en captivité comme dans la nature, une odeur beaucoup plus puissante.

Ces animaux ne paraissent pas avoir non plus de zone glandulaire de marquage très développée sur la peau du scrotum qui est aussi le plus souvent uniformément recouverte de fourrure, sauf au moment de la naissance des jeunes (en juillet chez les animaux élevés à Brunoy). A cette période, selon Pagés (comm. pers.), ils marquent beaucoup et la base du scrotum peut devenir complètement nue.

Ce marquage génital se fait chez le mâle en frottant, par un mouvement latéral du corps, l'avant du pénis et la base du scrotum. La femelle peut aussi marquer un support en y frottant la pointe de son clitoris.

— Un marquage anal a aussi été observé par Pagés, notamment chez une femelle qui fut immédiatement imitée par un jeune de moins d'un mois. L'orifice anal est frotté sur un support en déplaçant lentement le corps vers l'avant, mais ce comportement est toujours assez discret.

Les animaux observés en captivité semblent cependant marquer essentiellement avec leur salive. Un comportement fréquent fait intervenir à la fois l'usage des dents et de la salive : un animal frotte latéralement sa bouche sur les branches qu'il humecte ainsi de salive tout en les rayant avec la face latérale des dents. Il peut y avoir un véritable essuyage des commissures sur le support. Des animaux familiers viennent ainsi assez souvent marquer l'observateur et l'on sent nettement le frottement des dents pendant le marquage tandis que toute la face latérale de la joue de l'animal est mouillée de salive.

Ce comportement de marquage des *Microcebus coquereli* se manifeste souvent, comme chez *Microcebus murinus*, en réponse à des stimuli olfactifs, mais il est fréquent d'en observer la manifestation lors d'un trouble quelconque. Il est aussi

Source : MNHN, Paris

possible de le déclencher expérimentalement même dans la nature lorsqu'on présente des marques odorantes aux animaux ou lorsqu'on les surprend ou les excite sans trop les effrayer (A.T.P. 1977). Une tache glandulaire semble exister à l'angle interne des commissures chez cet animal (Pagés comm. pers.).

— Un autre comportement de marquage, beaucoup plus rare, a été observé tout récemment (Pages, comm. pers.) sur des *M. coquereli* captifs : un mâle, peu après avoir marqué une branche avec sa salive comme nous l'avons décrit ci-dessus, peut frotter sur le support, par des mouvements du corps vers l'avant, le dessous de son menton, comme le fait un mâle de *Phaner* avec sa glande bien développée en permanence. Une observation attentive ne permet cependant pas de constater l'existence d'une telle glande chez *Microcebus coquereli*. Une légère différenciation, visible chez le jeune, montre cependant qu'elle existe chez cet animal au moins à l'état d'ébauche.

Comme nous l'avons signalé plus haut, la présence de *M. coquereli* se reconnaît par une odeur très forte et comme Pagés a pu le remarquer, aussi bien en captivité que dans la nature (A.T.P. 1977), cette odeur semble due à l'émission de véritables bouffées d'odeur. L'émission de ces bouffées se fait périodiquement et, semble-t-il, en bordure mais aussi dans les zones les plus fréquentées du domaine vital.

8) Vie sociale.

Groupes. — Les *Microcebus murinus* ou *rufus*, lorsqu'ils sont actifs, se rencontrent le plus souvent seuls ou plus rarement par deux dans le même arbre.

Lors de nos prospections dans les trous d'arbres, nous avons rencontré une fois, près du fleuve Mangoky, huit *Microcebus murinus* dans la même cavité : quatre jeunes encore incapables de sortir, une mère allaitante, un mâle, une femelle adulte non allaitante et un animal d'âge et de sexe inconnus, qui a réussi à fuir (Petter 1962).

A une autre occasion, sept Microcèbes furent trouvés dans le même trou : trois jeunes qui devaient juste commencer à sortir du nid, un mâle, deux femelles et un autre adulte qui a pu fuir.

Les bûcherons nous ont, par ailleurs, souvent signalé la présence, dans le même nid, de tels rassemblements pouvant atteindre dix ou quinze animaux. Au cours d'une étude approfondie de cet animal dans la nature, Martin (1972) a de même pu trouver jusqu'à quinze femelles dans un même trou d'arbre. Il est cependant important de signaler que ces gros rassemblements d'animaux se rencontrent essentiellement au cours de l'hiver austral. Ils sont toujours composés d'un nombre important de femelles tandis que souvent les mâles sont trouvés seuls ou par paires dans des nids séparés.

Pendant le printemps austral, à partir de novembre, les groupes sont toujours plus réduits, ne comportant généralement qu'un à quatre individus. Nous avons fait de telles observations au cours de nombreux séjours en forêt et elles ont été confirmées par Martin (1972) et Andriantsiferana (Thèse de Doctorat 1975).

Il est intéressant de remarquer que de tels groupements de femelles existent encore quand il y a des jeunes et que nous avons souvent trouvé, dans le même nid, des femelles et des jeunes d'âge différent.

Selon Martin, les groupes de femelles seules sont composés en moyenne de trois animaux, tandis que les autres comprennent en moyenne trois femelles et

Source : MNHN, Paris

un mâle. Il semble que la présence d'un mâle dans un nid de femelles soit liée à la présence d'au moins une femelle en phase de proœstrus et que quand les femelles sont à ce stade il n'y a généralement qu'un mâle par nid. Au stade de postœstrus au contraire, il y a souvent plusieurs mâles avec les femelles.

— Les *Microcebus coquereli* évoluent généralement aussi de façon solitaire au cours de la nuit, mais de multiples contacts existent entre individus. Comme nous l'avons vu plus haut, les animaux émettent fréquemment un signal sonore discret qui permet de les localiser et correspond certainement à un lien social. Il est, en outre, facile, comme l'a fait PAGES (comm. pers.), d'attirer rapidement plusieurs animaux en faisant émettre l'appel du jeune par une femelle. Les *M. coquereli* ont le plus souvent été trouvés seuls dans leur nid, mais une fois deux mâles furent trouvés ensemble (PETTER, SCHILLING et PARIENTE 1971). Aucun rassemblement plus important n'a encore été signalé.

Domaine vital — densité — territoire. — A part les concentrations d'animaux au repos dont nous avons parlé, les *Microcebus murinus* et *rufus* semblent toujours, lorsqu'ils sont actifs, assez dispersés dans la forêt, ce qui plaiderait en faveur de l'existence d'une intolérance habituelle ou d'une simple indifférence entre adultes de cette espèce. Dans la région de Morondava, nous avons évalué leur densité à 3 ou 4 animaux par ha.

En captivité, il est généralement possible de grouper un assez grand nombre de Microcèbes sans lien de parenté, mais il faut les mettre tous en même temps dans une cage. Les animaux dorment ensemble dans le même nichoir. Si l'on introduit, au contraire, un Microcèbe dans une cage habitée depuis un certain temps par d'autres animaux, ceux-ci l'attaquent fréquemment et il n'est pas rare qu'ils tuent le nouveau venu. Lorsqu'en période d'activité sexuelle on met également deux mâles avec la même femelle, ceux-ci se battent. Si le deuxième mâle est dans une cage contiguë, la bataille peut se poursuivre à travers le grillage.

L'intéressante étude faite dans la nature par MARTIN (1972) permet de préciser un peu les relations sociales de ces animaux :

Il semble bien que, dans la forêt, les *Microcebus murinus* soient plus concentrés en certains endroits, formant des sortes de « noyaux » de population séparés par des zones vides, comme c'est le cas pour les *Lepilemur* (PETTER 1962; CHARLES DOMINIQUE et HLADIK 1972). Il est possible que ces concentrations soient en rapport avec des disponibilités en nourriture, localement plus abondantes, ou la présence de trous d'arbres.

Une de ces concentrations a été étudiée en détail par MARTIN (1972 et comm. pers.) à Mandena, dans le Sud, au cours de l'été austral, et il semble bien que les faits observés soient généralisables. Les nids étaient repérés pendant le jour et les animaux observés en activité durant la nuit avec une « lampe de tête ».

— Les mâles et les femelles ont été trouvés nichant en général séparément : les mâles seuls ou par paire et les femelles en moyenne par trois ou quatre.

— Les groupes de femelles ont semblé généralement stables.

— Dans un noyau de population il y avait nettement plus de femelles que de mâles (sur vingt animaux observés à Mandena, sept seulement étaient des mâles). D'après ces observations et d'autres évaluations faites dans d'autres régions, MARTIN pense qu'il y aurait normalement environ un mâle pour quatre femelles. Il y a pourtant un sexe-ratio de 1/1 à la naissance.

Source : MNHN, Paris

Dans ces captures on ne peut cependant jamais être tout à fait sûr que les mâles ne se sont pas échappés avant, ce que nous avons constaté nous-même à plusieurs reprises.

— Dans la zone étudiée, aucun des animaux qui avaient été marqués (en tondant partiellement la fourrure de la queue) n'a été vu à plus de 50 m de son nid et il semble que la zone d'activité d'un Microcèbe ne dépasse pas un cercle de 50 m de diamètre.

— Quinze femelles capturées ailleurs et introduites dans la zone étudiée après avoir reçu des marques distinctives n'ont pu être observées par la suite dans cette zone. Elles l'avaient probablement quittée immédiatement (trois furent retrouvées plus tard en périphérie).

— La plupart des animaux isolés trouvés en périphérie d'un noyau de population étaient des mâles.

Ces observations incitent Martin à considérer qu'une structure sociale doit exister et qu'un certain nombre de mâles sont exclus de la population principale; ces mâles sont d'ailleurs d'un poids plus faible que celui des mâles trouvés au centre du noyau de population. Il est ainsi possible de considérer que dans un tel noyau un certain nombre de mâles « centraux » vivent avec les femelles et possèdent un territoire se superposant à plusieurs territoires de femelles, tandis qu'autour vivent des mâles « périphériques » sans femelle.

Les mâles périphériques, comme cela est fréquent chez d'autres Mammifères peuvent émigrer et pénétrer probablement dans d'autres noyaux (étant ainsi à l'origine d'une certaine exogamie). Les mâles les plus faibles ou les jeunes paraissent donc systématiquement exclus dans la sélection sexuelle.

Ces travaux de Martin ont l'intérêt d'éclairer en partie un problème assez complexe et de montrer une certaine correspondance entre la structure sociale de *Microcebus murinus* ou *rufus* et des *Galago demidovii* étudiés par Charles Dominique au Gabon (1972).

— Les *Microcebus coquereli* ont, comme nous l'avons vu, généralement une densité assez faible; nous l'avons évalué à environ 0,3 animaux par ha. Selon Pagés, qui a pu faire une étude approfondie de cet animal grâce à la technique du *radio-tracking* (A.T.P. 1977), cette densité paraît en fait proportionnelle à la richesse en Insectes Homoptères de la zone considérée (du moins dans la région de Morondava).

Les mâles et les femelles ont un domaine vital en partie séparé; celui de la femelle est plus grand et ils se chevauchent un peu. On peut considérer, selon Pagés, que ce domaine vital comprend trois zones :

— Une zone centrale bien séparée, comprenant un ou quelques gros arbres avec des voies de communication entre ces arbres et les peuplements d'Homoptères près du sol. Les arbres sont un lieu de repos, d'observation et de toilette. Cette zone représente environ 10 % de la surface totale du domaine. Les animaux y passent 50 % de leur temps. C'est là qu'il y a le maximum de points d'odeur.

— Une zone périphérique correspondant à environ 20 % de la surface totale et où les animaux sont actifs et passent environ 30 % de leur temps.

— Une zone plus éloignée, correspondant à environ 70 % de la surface où les animaux ne passent que 20 % de leur temps. C'est là notamment qu'ils voyagent

Source : MNHN, Paris

pendant la deuxième partie de la nuit et rencontrent les animaux voisins. On peut considérer, avec PAGÉS, qu'un mâle et une femelle ont des relations privilégiées et forment une sorte de couple. En hiver, il ne se rencontrent cependant que tous les trois ou quatre jours. Ils jouent alors ensemble dans les arbres et passent de longues périodes à faire leur toilette. Les relations entre les deux animaux sont certainement plus étroites en été si l'on en juge par le comportement des animaux en captivité, car le mâle participe à l'élevage des jeunes. La zone correspondant au plus grand nombre de déplacements couvre une surface d'environ 250 m sur 100 m, mais certains déplacements vont jusqu'à 400 m de distance.

Relations interindividuelles. — Chez *Microcebus murinus* et *rufus*, le jeune commence à manger seul à environ un mois, mais ne devient autonome que vers quatre mois. Il est physiologiquement adulte vers sept à huit mois et peut alors s'accoupler.

Comme nous l'avons signalé plus haut, les jeunes jouent souvent ensemble dès qu'ils savent marcher. Ils courent, se mordillent entre eux et mordillent également leur mère.

Les Microcèbes adultes, habitués à vivre ensemble en captivité, se lèchent souvent mutuellement, l'un tient par exemple la tête ou les oreilles de l'autre et lui lèche et gratte le cou par de rapides mouvements longitudinaux de va-et-vient de la tête, puis se fait toiletter à son tour. Ce toilettage est l'équivalent du *grooming* chez les Singes; il a une utilité pour le nettoyage de la fourrure et une signification sociale. Comme le remarque MARTIN (1972), ce comportement apparaît en effet souvent lors d'un dérangement par un observateur et a probablement un effet calmant, particulièrement sur un jeune.

Des Microcèbes peuvent fréquemment manger le même morceau de fruit, par exemple, sans manifester la moindre agressivité. Ils ne se battent, comme nous l'avons vu, que lorsqu'on introduit un nouveau venu dans une cage déjà habitée. Quelquefois cependant, pour des causes probablement liées aux modifications glandulaires saisonnières, des inimitiés soudaines, se terminant parfois par la mort d'un individu, peuvent se révéler dans un groupe constitué pourtant depuis longtemps. Lors des naissances, les femelles deviennent généralement très agressives (fig. 24), se volent parfois leurs enfants et chassent les mâles.

Des observations de PETTER-ROUSSEAUX (comm. pers.), PERRET (comm. pers.) et ANDRIANTSIFERANA (1975) montrent que les femelles sont le plus souvent dominantes. Les mâles, souvent agressés par les femelles et chassés des nichoirs, ont par ailleurs une période d'activité sexuelle plus longue. C'est peut-être ce qui explique leur relative fragilité remarquée par tous ceux qui ont tenté un élevage.

Des séries d'expériences réalisées sur des groupements variés, allant jusqu'à 8 individus mâles et femelles (PERRET 1974 et comm. pers.) ont permis de constater que l'influence du groupement se manifeste plus sur les mâles. Ils gardent un métabolisme plus élevé que les femelles et présentent une mise au repos retardée, d'où une prise de poids hivernale moins importante. La mise en activité des mâles groupés est, par ailleurs, nettement plus tardive que celle des animaux laissés seuls ou par deux (retard de l'activation métabolique et du développement testiculaire). Des mâles groupés, morts d'épuisement après 8 mois, présentaient une régression des testicules bien qu'ils soient en période d'activité, des dérèglements de la fonction

Source : MNHN, Paris

thyroïdienne et des perturbations du fonctionnement rénal, signes tous caractéristiques de l'état de *stress* défini par SELYE (1950), ainsi que toutes ses caractéristiques histologiques.

Les quelques observations faites sur *Microcebus coquereli* montrent des habitudes très comparables. Le jeune est très joueur, mais il est fréquent, en captivité, surtout en hiver, de voir aussi les adultes se livrer à de grandes parties de jeu où ils se mordillent en adoptant toutes les positions possibles, souvent en se suspendant côte à côte par les membres postérieurs.

2. — Genre **CHEIROGALEUS** E. Geoffroy

Cheirogaleus E. Geoffroy, 1812, *Ann. Mus. Hist. nat. Paris*, XIX, p. 172.

Les Cheirogales sont de petits Lémuriens nocturnes et discrets, au corps allongé et aux pattes courtes. Leur régime est surtout frugivore.

I. — SYSTÉMATIQUE

1) GÉNÉRALITÉS. — Le genre *Cheirogaleus* a comme synonymes les genres *Myspithecus* F. Cuvier 18 3, *Mioxycebus* Lesser 1840, *Cebugale* Leson 1840, *Chirogale* Gloger 1841, *Myoxicebus* Agassiz 1846, *Hapalemur* I. Geoffroy 1851, *Opolemur* Gray 1873, *Altililemur* Elliot 1912, *Altilemur* Weber 1928. Il comprend classiquement trois espèces : *C. major* E. Geoffroy 1812, *C. medius* E. Geoffroy 1812 et *C. trichotis* Günther 1875.

C. medius a été considéré à plusieurs reprises comme devant constituer un genre particulier : *Opolemur* Gray 1873 et *Altililemur* Elliot 1912. Pour d'autres auteurs, il a été rattaché au genre *Microcebus* (KOLLMAN 1913; GRANDIDIER et PETIT 1932).

D'après l'ensemble des caractères externes et certaines particularités anatomiques, *C. trichotis* doit à notre avis être retiré du genre *Cheirogaleus*. Le genre *Allocebus* a été créé pour le représenter (PETTER-ROUSSEAUX et PETTER 1967).

Cheirogaleus major E. Geoffroy

Cheirogaleus major E. Geoffroy, 1812, *Ann. Mus. Hist. nat. Paris*, XIX, p. 172.

NOM MALGACHE : Tsitsihy.

NOMS ÉTRANGERS : grand Cheirogale; Greater Dwarf-Lemur : Grosser-Katzenmaki.

Deux sous-espèces :

Cheirogaleus major major E. Geoffroy

SYNONYMES : *commersonii* Wolf, 1822; *milii* E. Geoffroy, 1828; *typicus* A. Smith, 1833; *typus* F. Cuvier, 1833; *griseus* Lesson, 1840; *adipicaudatus* A. Grandidier, 1868.

Cheirogaleus major crossleyi A. Grandidier

Chirogalus crossleyi A. Grandidier, 1870, *Rev. et Mag. Zool.*, (2) XXII, p. 49 (forêts est d'Antsianak).

SYNONYMES : *melanotis* Forsyth-Major, 1894; *sibreei* Forsyth-Major, 1896.

Source : MNHN, Paris

Cheirogaleus medius E. Geoffroy

Cheirogaleus medius E. Geoffroy, 1812, *Ann. Mus. Hist. nat. Paris*, XIX, p. 172.

Synonymes : *samati* A. Grandidier, 1868; *thomasi* Forsyth-Major, 1894.

Noms malgaches : Kelibehohy (région de Morondava, signifie petit animal à grosse queue); matavrambo (région de l'Ankarafantsika, signifie queue épaisse); tsitsy (région de Fort-Dauphin).

Noms étrangers : petit Cheirogale; Fat-tailed Dwarf-Lemur; Fettschwanz-Katzenmaki.

2) Description des espèces. — *C. major* et *C. medius* sont deux espèces assez proches. Ils diffèrent essentiellement par la taille et nous les envisagerons dans le même paragraphe.

C. major (tête et corps : 27 cm; queue : 25 cm; poids : 340 à 600 g) (fig. 25 et 26) est une espèce de la forêt de l'Est. Il en existe au moins trois formes : l'une de plus grande taille, au pelage gris brun et au museau arrondi; l'autre, légèrement plus petite, au pelage roux et au nez pointu avec des anneaux de couleur noire très marqués autour des yeux; la troisième, légèrement plus petite que la seconde, au pelage plus clair et au museau plus fin. Ces différences sont assez légères mais cependant bien discernables sur des animaux vivants. Il est très possible, en outre, qu'il existe d'autres formes non encore décrites, par exemple dans certains massifs isolés et encore peu connus.

En se référant à l'abondante littérature relative à la systématique des *Cheirogaleinae* :

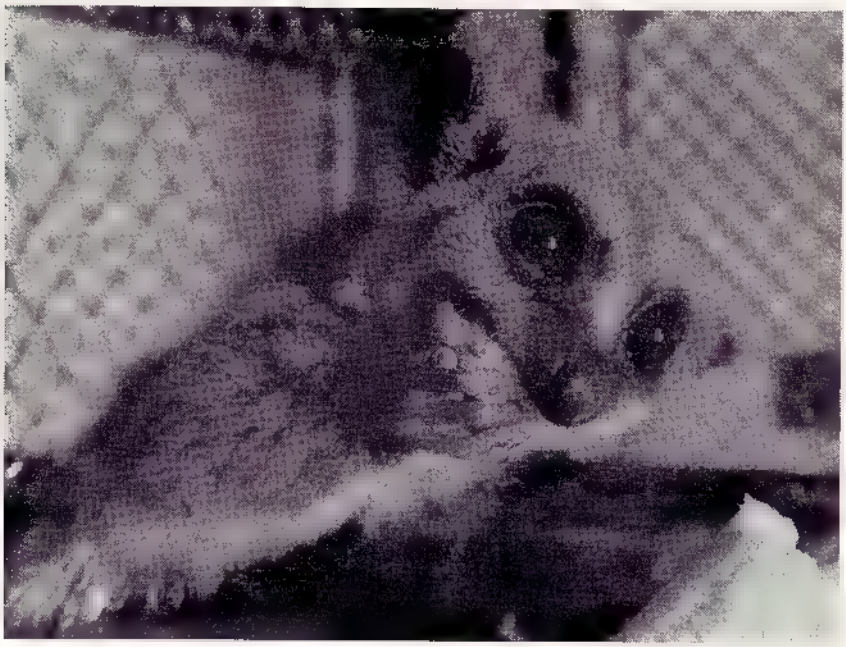


Fig. 25, *Cheirogaleus major* — Utilisation de la main pour tenir un aliment.

Source : MNHN, Paris

Fig. 26, *Cheirogaleus major* — On remarque la position repliée des doigts lorsque la main s'appuie sur un sol plat.

— la forme brune peut être assimilée à la sous-espèce *C. m. major* E. Geoffroy 1812, provenant de Fort-Dauphin et considérée à tort comme vivant à l'Ouest. Nous nous rangeons à l'avis de Schwartz (1931), suivi par Hill (1956), pour lui rattacher la forme *C. m. sibrei* Forsyth Major 1896 de l'Est de Tananarive.

— la forme rousse peut être assimilée à la sous-espèce *C. m. crossleyi* A. Grandidier 1870, provenant de la forêt de l'Est (Antsianaka). Elle semble en effet en avoir les couleurs dorées et le crâne un peu plus petit. Toujours en suivant Schwartz et Hill, nous lui rattachons *C. melanotis* Forsyth Major 1894, provenant de Vohémar. Nous avons même obtenu des « hybrides » entre ces deux formes.

— la troisième forme, que nous avons observée dans le Bongolava, à l'Ouest de Tsiroanomandidy, ne semble pas avoir été décrite. Elle paraît intermédiaire entre *C. major crossleyi* et *C. medius*. Certains exemplaires observés sur place avaient l'extrémité de la queue blanche.

C. medius (fig. 26) (tête et corps : 19 cm; queue : 17 cm; poids : 220 à 400 g) est une espèce qui vit dans l'Ouest et le Sud. Sa taille est moitié moins grande que celle de l'espèce précédente.

C'est un animal au pelage gris clair argenté plus ou moins lavé de roux clair ou beige au-dessus, blanc en dessous. Sa queue peut devenir très épaisse. Des anneaux noirs très marqués entourent les yeux.

Comme pour *C. major*, deux sous-espèces ont été décrites :

C. m. medius E. Geoffroy 1812 et *C. m. samati* A. Grandidier 1868. Mais cette deuxième forme ne semble pas très distincte de la première et sa validité nous paraît actuellement douteuse.

Source : MNHN, Paris

3) Caryotypes (fig. 7). — Les formules chromosomiques des *Cheirogaleus major* et *Cheirogaleus medius* ne peuvent avec les techniques classiques se distinguer de celles des *Microcebus*. Comme chez ces derniers, le nombre diploïde est 66. Tous les autosomes sont acrocentriques. Seul, le chromosome X est submédian, le chromosome Y étant un acrocentrique de très petite taille.

Fig. 27, *Cheirogaleus medius* — On remarque bien ses membres courts, son corps long et les marques noires qui entourent ses yeux.

II. — Conditions d'observation et élevage

Les techniques d'observation utilisées dans la nature sont très comparables à celles utilisées pour étudier les Microcèbes. Les Cheirogales sont assez peu farouches et se laissent observer facilement avec une lumière rouge. La régularité de leur passage sur des itinéraires faciles à repérer permet de les voir aisément lorsqu'ils sortent de leur nid, dès la nuit tombée, et qu'ils sont pressés d'aller manger.

Les *C. major* s'élèvent bien en captivité, mais se reproduisent difficilement. Dans cette condition, ils consomment en général plus de fruits que les *Microcebus*, mais ils aiment aussi les Insectes.

Source : MNHN, Paris

Les *C. medius* sont en général difficiles à conserver en captivité. Nous avons fréquemment remarqué, malgré des soins attentifs et une alimentation la plus variée possible, des paralysies des pattes arrière et des troubles dans la pousse des poils et très peu de reproductions ont encore pu être obtenues. Ces difficultés sont probablement en relation avec un respect insuffisant dans les élevages des particularités de leur régime ainsi que des conditions de température et d'hygrométrie auxquelles ils sont adaptés dans la nature.

III. — Distribution géographique (carte 1)

Les *Cheirogaleus major* vivent dans la forêt de l'Est et dans les restes de forêt des Plateaux. Ils habitent aussi bien dans la forêt d'altitude que dans la forêt côtière, où ils semblent cependant plus abondants. Nous en avons trouvé sur la route de Périnet (près de La Mandraka), au Nord de Maroantsetra, près du lac Alaotra, au Bongolava, à la Montagne d'Ambre, dans le Sambirano et près du Marojejy. Ils ont été observés dans le reste de la forêt des chaînes Anosyennes (1 950 m), au Nord de Fort-Dauphin, et au Tsaratanana (Peyrieras comm. pers.).

— la forme brune *(C. m. major)* vit sur toute la côte Est, depuis la côte jusqu'au plateau central.

— la forme rousse *(C. m. crossleyi)* se rencontre au Nord de Maroantsetra mais son aire de distribution se prolonge vers le Sud sur les hautes crêtes à la limite des plateaux jusqu'au lac Alaotra (forêt Sianaka).

Son aire de répartition s'étend au Nord jusque dans la Montagne d'Ambre. Nous en avons observé notamment un abondant peuplement au voisinage de Bananiers sauvages sur la route d'Andapa.

Les deux formes semblent cohabiter à certains endroits. Elles ont été observées par Peyrieras (comm. pers.) dans la même région à Belalona sur la route Sambava-Andapa : un gros *C. m. major* a été capturé dans la grande forêt tandis que non loin des *C. m. crossleyi* ont été observés en abondance dans les plantations et les zones dégradées.

— La forme claire a été vue au cours d'une mission que nous avons effectuée dans la forêt du Bongolava, au Nord-Ouest de Tsiroanomandidy, dernier reste de forêt des plateaux, à la limite de la région Ouest.

Les *Cheirogaleus medius* se rencontrent dans presque toutes les forêts de l'Ouest et du Sud. Nous en avons surtout observé dans l'Ankarafantsika, près de Morondava et près de Fort-Dauphin.

Dans cette zone, d'après les travaux de Martin (1972), on rencontre *Cheirogaleus major* dans la forêt humide des flancs des chaînes Anosyennes en même temps que *Microcebus rufus*, tandis que *Cheirogaleus medius* existe tout à côté dans la forêt plus sèche du littoral où vit aussi *Microcebus murinus*.

Source : MNHN, Paris

IV. — Caractères morphoanatomiques

1) Généralités. — Les deux espèces de *Cheirogaleus* se distinguent essentiellement par la taille. Elles ont toutes deux des oreilles assez réduites, une queue assez longue, parfois chargée de réserves.

Comme chez *Microcebus*, leur tête est ronde avec un museau assez court, mais ce museau est relativement plus large. Ils ont des yeux très développés. Leur corps est relativement plus allongé et leurs membres plus courts que ceux des *Microcebus*.

2) Pelage, peau et glandes. — Leur pelage est assez comparable à celui de *Microcebus*.

Dermatoglyphes. — Les coussinets palmaires et plantaires, ainsi que les dermatoglyphes, sont aussi très voisins de ceux de *Microcebus* (Hill 1953; Rumpler et Rakotosamimanana 1971). Les coussinets ont un aspect mamelonné et portent des crêtes alors que de grandes surfaces palmaires et plantaires sont recouvertes de verrues dépourvues de crêtes.

3) Crane et dents. (fig. 28) — Le crâne a une forme assez voisine de celui de *Microcebus* et les caractères dentaires des deux genres sont aussi très proches (voir tableau I).

Chez le genre *Cheirogaleus*, les rangées de dents supérieures convergent. La première prémolaire est au moins aussi développée que la seconde. Chez *C. medius*, elle a une tendance caniniforme.

La troisième prémolaire a une tendance molariforme, étant constituée de deux cuspides bien développées. Les molaires sont fortes et portent trois cuspides émoussées.

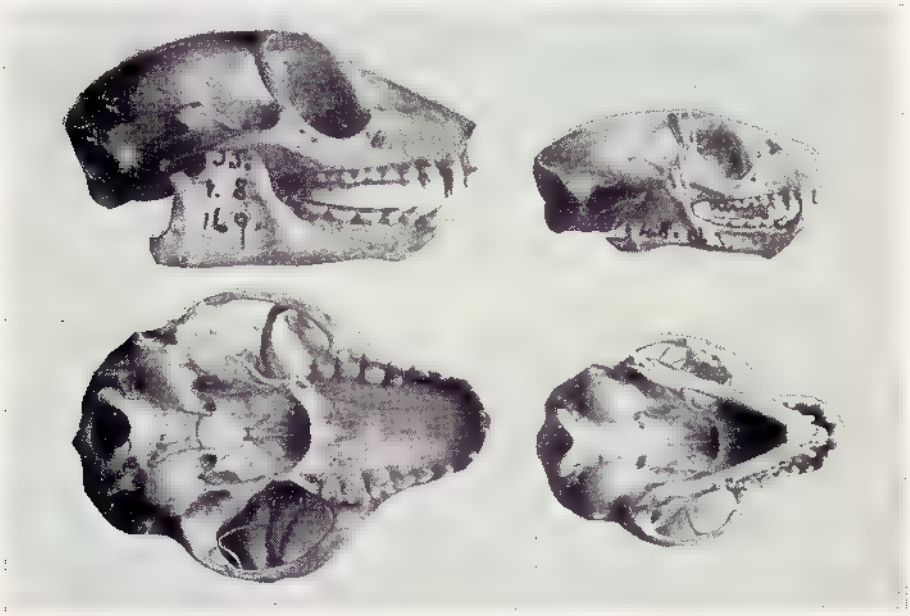


Fig. 28, à gauche : crâne de *Cheirogaleus major*; à droite : crâne de *Cheirogaleus medius*. Grandeur nature.

Source : MNHN, Paris

4) Appareil reproducteur. — L'appareil reproducteur de *Cheirogaleus* est très semblable à celui de *Microcebus* (fig. 29 et 30) (Petter-Rousseaux 1962). Le pénis de *C. major* a seulement des écailles un peu plus grandes et qui sont surtout situées dans des alvéoles plus vastes et plus espacées que chez *Microcebus murinus*.

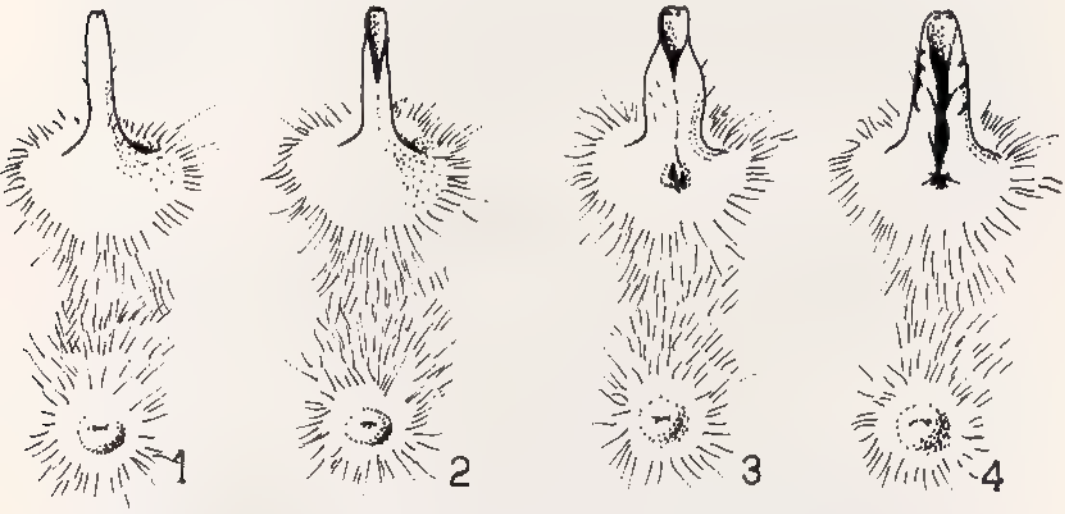


Fig. 29, *Cheirogaleus medius*. — Modifications de l'appareil génital au cours du cycle de la femelle (d'après A. Petter-Rousseaux). — 1. Repos sexuel. L'orifice urinaire s'ouvre à l'extrémité du clitoris. — 2. Début du cycle. — 3. L'orifice terminal s'agrandit, le clitoris se gonfle et un second orifice s'ouvre à sa base. — 4. Les deux orifices fusionnent et une grande fente occupe toute la longueur du clitoris.

Fig. 30, clitoris de *Cheirogaleus major* — Schémas de quatre coupes faites successivement de l'extrémité du clitoris à sa base. A) à l'extrémité, les deux lèvres sont entièrement séparées l'une de l'autre. B) Extrémité bifide de l'os clitoridien, et replis balano-préputial. C) partie moyenne de l'os clitoridien. D) urètre individualisé et vagin fermé. *b*, os clitoridien; *u*, urètre (d'après A. Petter-Rousseaux 1962).

Source : MNHN, Paris

V. — Caractères écoéthologiques

1) Postures, locomotion, manipulation.

A - *Postures.*

(*a*) Chez les Cheirogales, la posture précédant une locomotion normale est très voisine de celle des *Microcebus*. Leur corps plus allongé rappelle un peu celui d'un petit Carnivore arboricole. Ce caractère est d'ailleurs plus marqué chez *C. medius*, aux pattes relativement plus courtes et au corps plus long, que chez *C. major*. La queue, surtout quand elle est très chargée de réserves *(C. medius)*, reste dans le prolongement du corps.

(*b*) Au repos, la posture la plus fréquente des Cheirogales est voisine de celle des *Microcebus*. L'animal s'appuie sur les quatre membres fléchis, le ventre touchant le sol. Comme les *Microcebus*, on les voit assez souvent au repos au niveau d'une petite fourche, mais généralement dans un arbre au lieu d'un buisson. On les voit aussi souvent au repos perchés perpendiculairement sur une branche.

(*c*) Contrairement aux *Microcebus*, les *Cheirogaleus* n'adoptent que très rarement la position assise. Quand ils mangent, leur corps reste en général horizontal ou légèrement incliné, mais s'appuie le plus souvent sur les quatre membres. Ils peuvent cependant, lorsqu'ils sont intrigués, se tenir pendant un moment debout sur les pattes postérieures et leur long corps dressé verticalement, oscillant en permanence pour mieux voir à travers le feuillage. En captivité, les jeunes adoptent très souvent cette posture lorsqu'ils regardent intensément un Insecte par exemple, ou lorsqu'un animal se déplace au voisinage de leur cage.

(*d*) Endormis dans un nichoir, leur attitude est voisine de la position de repos que nous avons décrite plus haut, mais les pattes postérieures peuvent être amenées près des antérieures et la tête peut être cachée entre les pattes de devant, ce qui ressemble tout à fait à la position de sommeil des *Microcebus*. Ils ont aussi fréquemment été observés pendant les périodes de fortes chaleurs, couchés sur le côté dans leur nichoir.

B - *Locomotion.* — Les *Cheirogaleus major* se déplacent parfois sur les branches d'une façon saccadée, assez semblable à celle des *Microcebus murinus*, mais ils sont plus lourds et moins agiles. Nous en avons souvent vus en forêt se déplaçant rapidement le long des grosses branches comme sur des chemins. Le choix de ce type de support conditionne un peu le niveau où vivent ces animaux. Nous en avons observés à des hauteurs très variables suivant la grosseur des arbres, mais rarement en dessous de 2 ou 3 m. Ils fréquentent exceptionnellement les buissons. Ils hésitent parfois longtemps avant de sauter d'un rameau à l'autre, préférant souvent, pour atteindre une branche voisine d'un même arbre, revenir jusqu'au tronc et suivre à nouveau la seconde branche depuis son origine, faisant ainsi un large détour au lieu de sauter.

Cependant ils peuvent faire régulièrement de grands sauts lorsqu'ils suivent leur itinéraire vers un arbre à fruits. Peyrieras (comm. pers.) a ainsi observé tous les soirs, pendant plusieurs jours, un *C. major* qui plongeait de près de 10 m de haut pour se rattraper dans le feuillage à 4 m du sol, franchissant ainsi une distance de 6 à 8 m.

Source : MNHN, Paris

Les Cheirogales se déplacent souvent comme s'ils rampaient et cette tendance est surtout marquée chez les *Cheirogaleus medius*, qui ont le corps relativement plus allongé. Ils avancent le nez au ras du support, la tête tendue en prolongement du corps et les pattes légèrement fléchies. Leur corps semble collé aux branches et suit la courbure de celles-ci. La queue, même chargée de réserves, ne traîne jamais sur les branches pendant la marche, mais reste maintenue dans le prolongement du corps.

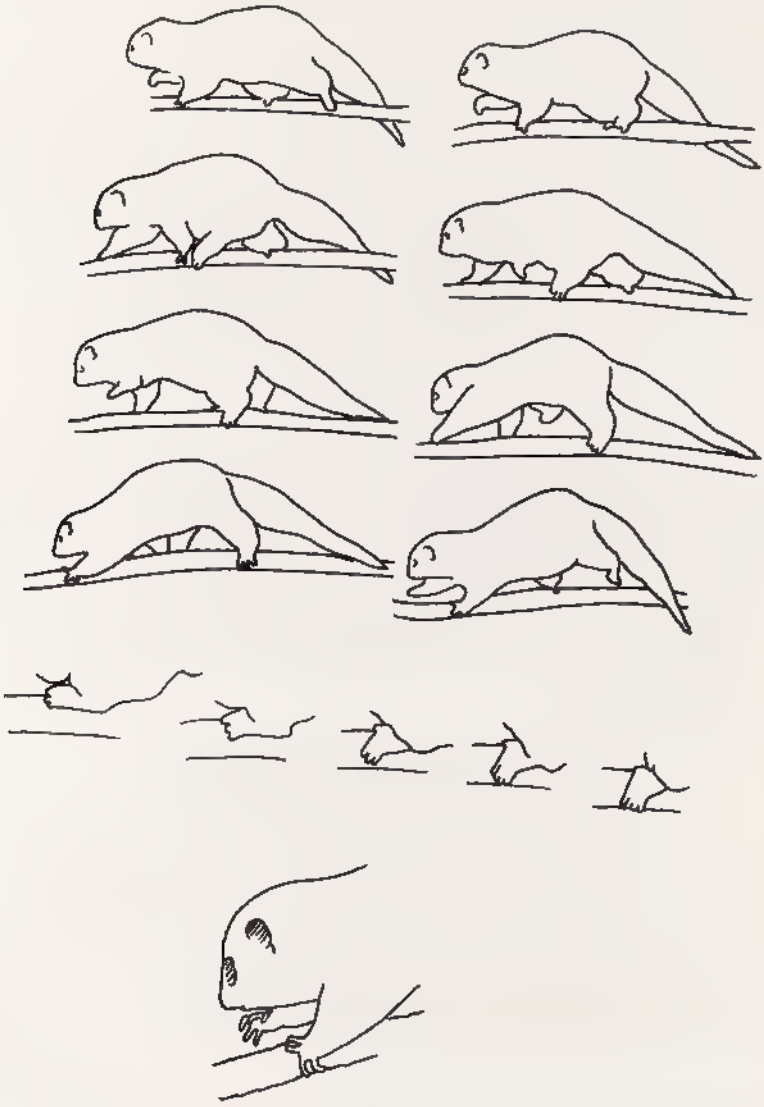


Fig. 31, *Cheirogaleus medius* avec la queue chargée de réserves. Progression sur une branche (de gauche à droite et de haut en bas). Positions du pied au cours du déplacement. Appui de la main (dessins d'après prises de vues cinématographiques).

Source : MNHN, Paris

Les *C. medius* sautent moins facilement que les *C. major*, surtout lorsque leur queue est épaisse (fig. 31); de peu d'utilité comme contrepoids, elle paraît les déséquilibrer. Nous en avons cependant observés, souvent en période d'activité, faire des sauts de 1 à 3 m.

Les Cheirogales (*C. medius* surtout) adoptent souvent le galop lorsqu'ils doivent se déplacer rapidement.

C - *Manipulations.* — La main des *Cheirogaleus* est très semblable à celle de *Microcebus* et son usage est comparable. A cause de l'allongement du corps qui les force à rester appuyés sur les quatre membres, elle est cependant moins souvent utilisée pour la préhension des aliments.

Quand ils consomment un fruit, par exemple, une main est fréquemment appuyée sur celui-ci. Quand ils mangent un grain de raisin, cependant, ils adoptent exceptionnellement une position voisine de celle du Microcèbe. Les Vers de farine sont toujours pris directement avec la bouche, mais les Papillons sont saisis (d'ailleurs assez maladroitement) par une brusque détente du corps vers l'avant et l'utilisation en même temps de la bouche et des deux mains. La main est utilisée, chez ces animaux, pour la toilette mais, dans ce cas aussi, d'une façon moins fréquente que chez *Microcebus*. Nous avons rarement observé chez eux de nettoyage de la tête avec les deux mains à la fois et, si la main prend parfois appui sur le partenaire lors des léchages réciproques, elle ne le maintient jamais d'une façon aussi nette que chez *Microcebus*.

2) Rythme d'activité. — Les Cheirogales sont purement nocturnes. Ils restent généralement toute la nuit hors de leur abri. Entre les moments de grande activité, où ils mangent et sautent, ils passent cependant de longues périodes presque immobiles, sur une branche, ne remuant que la tête et les oreilles, guettant les mouvements de leurs congénères et écoutent tous les bruits. Exceptionnellement, pendant des journées assez froides, nous avons vu à Tananarive des *C. major* en captivité qui sortaient en plein jour hors de leur nichoir.

Les Cheirogales présentent normalement une alternance de périodes d'activité et de léthargie. En captivité, ce phénomène semble généralement moins net chez *C. major* que chez *C. medius*.

C. major peut rester, dans l'Est, pendant au moins trois mois, en léthargie enterré au pied des arbres; pour cela il fait un trou le long des racines jusqu'à 40 à 50 cm de profondeur. Les bûcherons le recherchent pour le manger en enfonçant de longues baguettes pointues dans l'humus et la terre meuble au pied des gros arbres. Ils peuvent ainsi harponner soit un Cheirogale soit un Tanrec. Il ne reste plus qu'à creuser pour les rechercher. Un animal en captivité à Maraontsetra a ainsi hiberné entre juillet et octobre. Il était enfoui dans un terrier sous une grosse caisse en bois. En juillet, les animaux sont gras et leur queue est épaisse.

Ce phénomène est encore plus net pour les *C. medius* qui ont, dès la fin du mois de mars, une queue très épaisse (souvent appréciée des populations sakalava). Dans la région de Morondava ils disparaissent ainsi au début d'avril et ne ressortent qu'au début du mois de novembre (Petter, Pariente et Schilling 1972).

La forêt de l'Ouest, comme celle du Sud, est généralement très sèche pendant l'hiver et la plupart des arbres ont perdu leurs feuilles. Il ne reste plus rien à manger pour un frugivore et cette adaptation remarquable, bien plus utile, semble-t-il, dans l'Ouest que dans l'Est, est certainement nécessaire à leur survie.

Source : MNHN, Paris

Pendant cette phase de léthargie, ils occupent en général à plusieurs un trou qui pénètre au centre d'un gros arbre. Ils y dorment dans une atmosphère très humide.

Dans le Sud, MARTIN (comm. pers.) a pu observer des *C. major* près d'Ambohimanga, à partir du 12 octobre et des *C. medius* à Mandena, à partir du 22 octobre et de plus en plus fréquemment après cette date.

En captivité, il est difficile de reproduire les conditions naturelles, mais même à température et hygrométrie constantes il n'est pas rare qu'un animal bien gras reste engourdi pendant plusieurs semaines. Le corps est alors immobile et froid, la température rectale s'abaisse et suit celle du milieu ambiant. Dans un élevage, à Paris, nous avons pu faire quelques observations en modifiant la température ambiante (BOURLIÈRE et PETTER-ROUSSEAUX 1953; BOURLIÈRE, PETTER et PETTER-ROUSSEAUX 1956). Le 4 janvier, un animal a ainsi présenté une température interne de 17° pour une température externe de 16°.

Chez l'un de nos animaux captifs, à Paris, une telle phase de léthargie a duré plus d'un mois, du 28 août au 30 septembre, et elle avait été précédée par d'autres périodes d'engourdissement assez longues, du 28 décembre au 8 janvier, du 3 au 20 février et du 6 au 28 octobre, bien que l'animalerie où nous les maintenions soit restée à une température constante.

Pendant de telles périodes d'inactivité, l'animal n'absorbe aucune nourriture et ne peut marcher quand on le saisit. Ses mouvements sont très lents et mal coordonnés; son corps oscille constamment d'un côté et de l'autre.

En dehors de ces longues périodes de léthargie, les *C. medius*, et les *C. major* à un degré moindre, présentent des variations quotidiennes d'activité (et de température centrale) pouvant aller jusqu'à un engourdissement temporaire, qui semblent en rapport avec les fluctuations de la température ambiante. Le soir cependant, cet animal nocturne redevient actif, quelle que soit la température de son milieu. Quelques chiffres illustrent ce phénomène :

Exemple : *Cheirogaleus medius*

7 AVRIL (Paris)

Heures	10	11	12	13	14	15	16	17	18
t. rectale	22,5	22	23	23	25	27,2	29,2	28,2	29,5
t. de la pièce	18	17,5	18	18,3	18,3	18,5	18,7	19,2	19,3

14 AVRIL (Paris)

Heures	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
t. rectale	21,5	21,5	21,5	21	10,7	20,4	25,4	28	28	30
t. de la pièce	18,5	18,5	18,5	18,5	19	19	19	19,2	19,2	19,1

25 AVRIL (Paris)

Heures	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
t. rectale	31	32	32	31,6	32	31,3	31,8	31,5	32	33	32
t. de la pièce	24	26	26	23,5	24	25	24,5	25	25,3	25,2	25,2

Source : MNHN, Paris

Des expériences plus complètes (Russel 1975) ont permis de mieux préciser certains aspects de ce cycle. Russel a observé un rythme annuel se manifestant avec modification de poids, accompagnée d'engraissement et d'une variation de l'activité sexuelle, malgré des conditions constantes d'éclairage (rythme artificiel de 12 heures), de température (18 à 24 °C), d'humidité (40 à 60 %) et d'alimentation.

De février à juillet, les animaux sont légers, avec une queue relativement maigre et présentent une activité sexuelle. Ils sont alors très actifs durant la nuit. En mars-avril, leur température interne est, pendant la nuit, de 37 à 39°,2 C, pendant le jour de 29 à 38°,4 C. La différence entre la température du corps et la température ambiante n'est jamais inférieure à 6 °C.

En juillet, ils augmentent de poids et atteignent un poids maximum en 3 à 6 semaines, avec un engraissement très net de la queue et régression des testicules (fig. 32). Beaucoup restent alors au repos pendant des périodes supérieures à 24 heures.

Fig. 32, *Cheirogaleus medius*, avec la queue chargée de réserves.

De septembre à décembre, ils restent généralement engourdis pendant la journée, avec une température interne variant de 0 à 7° au-dessus de la température ambiante, l'état de léthargie commençant à partir de 29°. Les animaux restant au repos pré-

Source : MNHN, Paris

sentent quand même des variations de température interne liées au rythme lumineux. Dans un cas, la température interne diminua de 0,03 à 0,04° par minute depuis l'allumage de la lumière, se stabilisa 3 à 8 heures plus tard, puis augmenta de 0,08° par minute, 4 h 30 avant l'extinction. Ayant atteint 36°, l'animal resta au repos jusqu'à l'entrée en activité 3 heures plus tard, au moment de l'extinction. Dans un autre cas, l'animal n'augmenta sa température interne qu'au moment de l'extinction de 0,12° par minute jusqu'à atteindre 33°, 1 h 45 après. Sa température interne diminua ensuite sans qu'il y ait eu de réveil.

3) Abri. — Comme les Microcèbes, les Cheirogales passent la journée dans un abri. Nous avons généralement trouvé les *Cheirogaleus major* dans des trous d'arbres morts; dans ce cas ils tapissent souvent le trou avec des feuilles; quelquefois cependant des animaux furent capturés dans des nids. Ainsi, à Périnet, deux animaux adultes furent trouvés ensemble dans un nid fait d'une sorte de boule de feuilles d'une trentaine de centimètres de diamètre, cachée au milieu du feuillage, à 3 mètres de haut environ. Un nid de *C. m. major*, contenant une femelle et trois petits, fut trouvé par Peyrieras (comm. pers.) à 8 mètres de haut au milieu des feuilles d'un Cocotier.

Comme nous l'avons vu, les *C. medius*, pour hiberner, s'enfoncent dans des galeries jusqu'au cœur de certains arbres. C'est aussi dans ces boyaux, souvent très étroits, qu'ils se protègent durant le jour (nous n'en avons jamais trouvé dans des nids). L'arbre est généralement encore vivant; le boyau est très humide et l'animal se trouve ainsi dans un microclimat très particulier.

L'une de ces retraites, que nous avons pu observer en détail, s'enfonçait dans un gros Manguier d'abord horizontalement, puis se continuait pendant un mètre environ vers le bas au niveau du cœur de l'arbre. Cet arbre était encore bien vivant et les débris et la sciure qui tapissaient le fond du boyau étaient saturés d'humidité. Selon les bûcherons, plusieurs peuvent trouver refuge, pendant leur période d'hibernation, dans le même boyau, mais ils s'installeraient dans des logettes superposées, séparées entre elles par des cloisons d'humus. En novembre, il faut que le premier sorte de l'arbre pour que les autres, dans l'ordre de superposition, puissent sortir. Nous en avons observé ainsi plusieurs sortir successivement d'un trou à cette époque.

En captivité, les *C. medius* cherchent, comme les *C. major*, à se grouper pendant le jour, le plus grand nombre possible dans le nichoir le plus étroit. Ils affectionnent principalement les grosses tiges de Bambou. L'intérieur de ces nichoirs est maintenu constamment humide par l'accumulation des excréments.

4) Régime alimentaire. — Les Cheirogales semblent être surtout des mangeurs et lécheurs de fruits très murs, de nectar, de pollen. Au cours de leurs randonnées dans les arbres, ils recherchent les fleurs, les fruits et occasionnellement des Insectes.

Nous avons pu observer dans la forêt de l'Est, près de Périnet, plusieurs adultes de *C. major* en train de manger les fruits d'un Ébénacée, *Diospyros* sp. Cet arbre très haut, aux feuilles épaisses non découpées, avait de nombreux fruits de la taille d'une grosse noix, recouverts d'une peau duveteuse brune et contenant une huitaine de graines d'environ 2 cm × 0,6 cm, un peu semblables à des noyaux de dattes. Beaucoup de fruits de l'arbre étaient entamés ou à moitié mangés. Sur toutes les branches de l'arbre il y avait de nombreuses traînées ou amas d'excréments de Cheirogales enrobant fréquemment des noyaux.

Source : MNHN, Paris

Ce fait est particulièrement curieux pour ces animaux qui, en captivité, prennent grand soin à ne manger que la meilleure partie de tout ce qu'on leur offre. Lorsqu'ils consomment une pomme par exemple, ils rejettent morceau par morceau toute la peau du fruit.

Près du Marojejy, nous avons observé de très nombreux *Cheirogaleus major crossleyi* dans les Bananiers à graines. Nous avons aussi vu une abondante population de *C.m. major* près de la côte Est, dans les anciennes plantations, et à Joffreville où ils étaient très friands de Mangues et de Litchis bien murs.

Nous n'avons jamais vu, ni dans la nature, ni en captivité, des Cheirogales manger des feuilles. En captivité, ils consomment presque tous les fruits qu'on leur présente. Ils acceptent fréquemment, bien que de façon variable suivant les individus, divers Orthoptères, des Papillons, des larves xylophages et des Rats nouveau-nés. Les *C. medius* acceptent même les Caméléons (qu'ils savent, comme les *Microcebus*, tuer sans se faire mordre et dévorent entièrement). Il est donc probable que les Cheirogales mangent fréquemment des Insectes dans la nature. Ils doivent également piller à l'occasion les nids d'Oiseaux qu'ils rencontrent sur les arbres pendant leurs déplacements nocturnes.

Les Cheirogales semblent cependant surtout être des mangeurs et des lécheurs de fleurs. Nous avons souvent observé, en effet, dans la nature, des *Cheirogaleus major* en train de lécher et même manger des fleurs dans les arbres. Même en captivité, nous en avons observés qui léchaient et mangeaient des fleurs de Manguier. Ils les attiraient avec la main, les léchaient et parfois en dévoraient un bouquet.

Cette tendance semble encore plus poussée chez *C. medius* que chez *C. major*. Très souvent, dans la forêt, on observe les *C. medius* dans les arbres où les inflorescences sont épanouies. Dès leur éveil, ils lèchent et mangent les fleurs avec avidité. Il semble même que ce régime corresponde à une spécialisation particulière, ces animaux, dans l'Ouest notamment, n'étant éveillés durant l'année que pendant la période de floraison des différents arbres. Ce régime de nectar et de pollen, probablement très riche, peut expliquer l'accumulation rapide de réserves qu'ils savent faire avant l'hiver.

En captivité, ces animaux sont très friands de miel qu'ils lèchent aussi avec avidité. Il est intéressant de constater que cette tendance à lécher se remarque même quand ils consomment des fruits : quand un *C. medius* mange une Banane ou un autre fruit bien mûr, il lèche souvent toute la surface du fruit avant de commencer à le mordre avec les dents.

5) Reproduction. — Les *Cheirogaleus* s'accouplent au début de la saison des pluies, dès la fin de leur période d'engourdissement. Les *C. major* peuvent s'accoupler en captivité sur le sol de leur cage, leur long corps leur permet, durant l'accouplement, une grande liberté de mouvement et à certains moments, le mâle qui tient le torse de la femelle avec ses bras et la lèche, peut enrouler son corps et la tenir presque ventralement tout en continuant à s'accoupler dorsalement. L'accouplement peut durer 4 à 5 minutes et se renouveler plusieurs fois dans la même heure. Les animaux semblent toujours avoir du mal à se séparer et se lèchent longuement après l'accouplement. La durée de gestation des *Cheirogaleus major* est de 70 jours. Ils ont généralement deux ou trois petits.

Source : MNHN, Paris

Nous avons pu obtenir plusieurs reproductions en captivité chez *C. major*. Une femelle qui vivait depuis plusieurs années en captivité dans notre élevage à Paris a notamment eu trois jeunes en mai, deux autres ont eu chacune deux jeunes en juillet.

Les jeunes *C. major* (fig. 33) naissent en janvier à Madagascar et semblent, à la naissance, un peu plus développés que les jeunes *Microcebus*, leurs yeux s'ouvrant en général un jour après la naissance.

Fig. 33, jeune *Cheirogaleus major*.

La reproduction de *C. medius* est exceptionnelle en captivité. Nous avons observé un accouplement en octobre, juste au début de la saison des pluies dans la forêt de Morondava. La femelle était agrippée à une branche verticale comme c'est le cas pour *M. murinus* et le mâle lui enserrait la taille et la léchait. Deux jeunes, trouvés le 15 mars avec leur mère, avaient une taille inférieure de moitié de celle de leur mère et têtaient encore (A.T.P. 1977).

Source : MNHN, Paris

6) Moyens d'intercommunications.

A - *Signaux auditifs* (fig. 22). Les *Cheirogaleus major* et *medius* sont peu bruyants dans la nature. Les cris des deux espèces sont très voisins. On peut grouper leurs vocalisations (Petter et Charles Dominique sous presse) en :

(*a*) *Cris de contact et de recherche de contact.*

Nous avons remarqué des cris de contact mère-jeune : le jeune émet, bouche fermée, des petits cris, gazouillements aigus et plaintifs, qui attirent immédiatement la mère. Celle-ci répond souvent par un cri identique. Ce type de gazouillement est fréquemment émis lors d'*allogrooming* entre adultes; il évolue parfois en cris de refus de contact.

(*b*) *Cris de liaisons sonores.*

Les Cheirogales des deux sexes émettent quelquefois le soir, dans la nature comme en captivité, des longs sifflements aigus, à la limite de l'audible. Ils se répondent ainsi de loin en loin, ce qui correspond probablement à un signal territorial.

(*c*) *Cris d'alarme.*

Ces animaux généralement très discrets n'émettent aucun cri d'alarme. Devant un danger, leur premier réflexe est l'immobilité ou la fuite vers un trou d'arbre.

(*d*) *Refus du contact.*

Attaqués ou dérangés dans leur nichoir, les Cheirogales émettent des successions de cris aigus et puissants se transformant progressivement, suivant le degré d'excitation, en séries de grognements. Ces cris représentent une manifestation de défense : l'animal se protège en s'enfonçant plus profondément dans son abri. De temps en temps, il se détend brusquement pour mordre (par exemple quand on cherche à le saisir ou simplement lorsqu'il est dérangé par les mouvements d'un congénère habitant le même trou).

Ces cris ressemblent beaucoup aux cris homologues des *Microcebus* mais en plus fort, surtout pour *Cheirogaleus major*.

(*e*) *Cris de détresse.*

Chez les deux espèces, les individus les plus émotifs émettent quand on les saisit une succession lente de « cuiiii » sonores et prolongés, répétés sans interruption.

B - *Signaux olfactifs.* Chez les *Cheirogaleus* comme chez les *Microcebus*, l'odorat semble jouer un rôle extrêmement important. On les voit presque toujours le nez collé au support pendant leurs déplacements et il semble que les aliments les attirent toujours plus par leur odeur que par leur aspect.

— Chez eux, nous n'avons jamais remarqué de comportement particulier de marquage avec l'urine. Mais ils urinent cependant, de temps en temps, sur les branches dans les lieux qu'ils marquent avec leur fèces.

— Nous avons par contre, fréquemment observé chez les deux espèces en captivité, l'habitude d'étaler leurs excréments sur les branches, en y frottant l'anus tout en avançant légèrement pendant qu'ils défèquent. Très rapidement, les rameaux mis à leur disposition et les supports qui s'y prêtent, comme le toit des nichoirs par exemple, sont recouverts d'une couche d'excréments séchés.

Source : MNHN, Paris

Nous avons aussi observé ce comportement dans la nature, chez des *Cheirogaleus major* fréquentant un gros Ébenacée. Les branches de cet arbre, certainement très fréquenté, avaient tout à fait le même aspect que celles mises dans nos cages; elles étaient enduites à certains endroits d'une épaisse couche d'excréments.

Comme le remarque SCHILLING (1976) la position très reculée de l'anus chez cet animal et sa conformation protubérante, avec un bourrelet cutané nettement saillant par rapport au plan ventral de la queue, en font un véritable appareil de marquage. Cette morphologie leur permet de ne pas trop abaisser l'arrière-train et d'effectuer ainsi un marquage tout en avançant. Les dépôts sont cylindriques et peuvent s'étendre sur plus de 50 cm. Comme l'a remarqué SCHILLING, ces dépôts augmentent quand le degré hygrométrique est plus élevé. Ce marquage se manifeste dès que le jeune (vers la 6e semaine) consomme des fruits et il est proportionnel à cette prise alimentaire. Il a surtout lieu au réveil et il est plus fréquent en février.

La signification de ce marquage très particulier, spécial au genre *Cheirogaleus*, est probablement liée au balisage du domaine vital; il représente aussi certainement un signal territorial car dans les expériences de SCHILLING, les dépôts sont plus abondants sur les supports situés près de cages de *Microcebus* voisines. Il semble que l'on puisse aussi invoquer, avec SCHILLING, un rôle sécurisant ou de familiarisation avec l'environnement. En effet, un nouvel objet introduit dans une cage est rapidement marqué par les animaux et ils enduisent de leurs excréments particulièrement leurs nichoirs et les supports qui les entourent.

Aucune donnée histologique n'a encore pu être obtenue sur l'existence de glandes anales spéciales chez cet animal.

— Comme chez les *Microcebus murinus*, mais, semble-t-il, d'une façon plus constante, on peut remarquer, chez les Cheirogales, une zone glandulaire dépourvue de poils sur la peau de la partie postérieure du scrotum. Cette zone est toujours plus nette en période d'activité.

7) VIE SOCIALE.

Groupes. — En dehors de l'utilisation en commun d'un même arbre creux chez les *C. medius* pour subir leur période d'hibernation, aucune information n'existe sur l'existence de groupements de *Cheirogaleus* dans la nature. Tous les animaux que nous avons vus étaient seuls ou plus rarement par deux. Une fois, nous avons vu dans la forêt deux *C. major* au repos sur une branche, étroitement serrés l'un contre l'autre; très souvent, quand on cherche dans le voisinage d'un individu isolé, on en trouve un second. Il est probable cependant qu'au début de leur période active plusieurs *C. medius* gardent l'habitude de revenir dans l'arbre où ils ont passé l'hiver. Il est possible, théoriquement, de rencontrer des petits groupes familiaux, puisque la femelle peut avoir trois jeunes à la fois, mais aucune observation ne nous permet de savoir si les *Cheirogaleus* présentent une structure sociale comparable à celle des *Microcebus murinus*. La structure sociale doit, de toute façon, être fortement perturbée par leur longue période d'hibernation.

Domaine vital. — Comme pour les *Microcebus*, il est possible de grouper un assez grand nombre de *Cheirogaleus* dans la même cage, s'ils y sont mis tous à la fois. Ainsi, dans notre élevage, quatre mâles et quatre femelles de *C. major* ont vécu

Source : MNHN, Paris

ensemble pendant un an sans se battre, bien qu'un mâle et une femelle d'entre eux au moins se soient accouplés. Par contre un de ces mâles, mis ultérieurement dans la cage d'un autre couple, faillit tuer l'autre mâle en une nuit.

Un *Cheirogaleus major* ou *C. medius* installé dans un nichoir accueille en général un congénère qui désire y entrer, par des grognements et souvent quelques morsures qui ne paraissent d'ailleurs que peu gêner ce dernier, protégé par son épaisse fourrure. Même les jeunes de moins d'un mois peuvent accueillir ainsi leur propre mère.

Densité. — Dans certaines régions de Madagascar, nous avons observé une forte densité de *Cheirogaleus major*. C'est le cas près de Fénérive, près de la route d'Andapa et près de Manambia (à 15 km de Maroantsetra). Ces concentrations sont liées, semble-t-il, à des peuplements d'arbres à fruits très appréciés comme les Bananiers sauvages, divers Palmiers (Vonitra) et des Uapaca, et il serait très intéressant d'y étudier en détail les inter-relations des animaux.

Dans la région de Morondava, nous avons évalué la densité de *C. medius* à 3 ou 4 animaux par ha.

3. — Genre **ALLOCEBUS** A. Petter-Rousseaux et J.-J. Petter

Allocebus A. Petter-Rousseaux et J.-J. Petter, 1967, *Mammalia*, 31, p. 574.

I. — Systématique

Le genre *Allocebus* ne comprend qu'une espèce, *Allocebus trichotis* (Günther 1875), qui, d'apparence externe, ressemble beaucoup à un *Microcebus*. C'est une espèce très rare, dont la biologie nous est encore à peu près inconnue.

Nous avons signalé (Petter et Petter-Rousseaux 1956) l'existence, dans les collections du Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris, de deux spécimens d'un Lémurien malgache, déterminés comme *Cheirogaleus trichotis* (Günther 1875), l'un jeune, l'autre adulte, mais au crâne incomplet. A part ces deux exemplaires (rapportés par Humblot vers 1880), on ne connaissait de cette espèce que le type, conservé au British Museum (Natural History). Aucune précision n'était connue sur les lieux de capture de ces animaux.

En 1965, Peyrieras nous a envoyé de la région de Mananara, dans l'Est de Madagascar, un *Cheirogaleus trichotis* qu'il avait pu garder quelques jours en captivité. Ce Lémurien, de mœurs nocturnes, avait été capturé dans un trou d'arbre.

D'après l'ensemble de ses caractères externes et certaines particularités anatomiques, il nous a paru nécessaire de modifier la position systématique de cet animal. Il se distingue en effet, par son allure générale, autant de *Cheirogaleus* que de *Microcebus* et de *Phaner;* par les caractères de sa denture, il s'éloigne nettement de *Cheirogaleus* et de *Microcebus*, alors qu'il se rapproche de *Phaner;* il diffère cependant de ce dernier par l'allure de la région mastoïde. Il nous a donc semblé justifié de le placer dans un genre nouveau.

Source : MNHN, Paris

Allocebus trichotis (Günther) (fig. 34)

Chirogaleus trichotis Günther, 1875, *Proc. Zool. Soc. London*, 1875, p. 78, fig. 1 et 2, pl. XV (« from Tamantave [Tamatave] to Murundava [Morondava] »).

Nom malgache : son nom malgache, s'il en existe un, nous est inconnu.

Noms étrangers : Allocèbe; Hairy-eared Dwarf-lemur; Büschelohrmaki.

Fig. 34, *Allocebus trichotis* (exemplaire naturalisé).

Description. — Le pelage est gris brun assez uniforme sur les parties supérieures, gris blanchâtre sur les parties inférieures. La queue est brun roussâtre. Les oreilles sont courtes, garnies de touffes de poils plus longs en avant et sur la face interne du lobe.

Mesures : longueur (tête et corps) : 133 mm; longueur de la queue : 170 mm; longueur de la main : 22 mm; longueur du pied : 37 mm.

La longueur de la queue de cet exemplaire ne correspond pas à celle du type. Les mesures données par Günther sont, en effet, de 152 mm pour la tête et le corps et 149 mm pour la queue et l'auteur insiste sur le fait que la queue est plus courte que le corps. Chez notre exemplaire, au contraire, elle est beaucoup plus longue. Nous pensons que l'exemplaire étudié par Günther était peut-être endommagé.

Source : MNHN, Paris

L'examen du nouveau spécimen d'*A. trichotis* et l'étude comparée des caractères des *Cheirogaleinae* nous permettent de mieux situer *A. trichotis* dans l'ensemble du groupe et nous montrent son originalité.

Par sa taille et sa couleur, cet animal ressemble au *Microcebus murinus*. Quelques autres caractères externes, cependant, lui donnent une allure différente : la queue est nettement plus longue et les pattes postérieures plus développées, le museau est allongé et arrondi au bout, alors que celui du Microcèbe est court et pointu. Mains et pieds sont plus grands que chez le Microcèbe. Enfin, il doit une part de son aspect original aux touffes de longs poils qui garnissent la base des oreilles.

Les rangées dentaires présentent le même aspect que chez *Phaner*, mais les incisives antérieures sont relativement moins développées; la première prémolaire est presque aussi longue que la canine, ce qui rappelle encore *Phaner* mais, à la différence de ce dernier, la deuxième prémolaire est également caniniforme. A la troisième prémolaire, le protocône est presque inexistant, la tendance molariforme rencontrée chez les autres est donc atténuée. Enfin, les molaires sont très petites, avec cuspides pointues, donc très différentes de celles des Cheirogales.

A la mâchoire inférieure, les deux premières prémolaires sont longues et fines, alors que chez les autres genres, seule la première est un peu développée.

L'ensemble de ces caractères montre donc chez *A. trichotis* une tendance caniniforme de la dentition encore plus poussée que celle de *Phaner*, ce qui l'oppose fortement à *Cheirogaleus*.

A part ces caractères dentaires, l'aspect de la région mastoïde d'*A. trichotis* est très différent de celui des *Cheirogaleinae*. Chez toutes les espèces, et en particulier chez *Phaner furcifer*, les bulles tympaniques sont bien dessinées et saillantes. Chez *A. trichotis*, au contraire, elles sont écrasées et partiellement noyées dans le renflement mastoïdien.

II. — Distribution géographique (carte 2)

Le peu d'informations que nous possédions sur le type et les spécimens des collections du Muséum national, à Paris, nous laissaient supposer que ces animaux provenaient de la partie médiane de la forêt orientale.

C'est dans cette région, dans la forêt à l'Ouest de Mananara, que fut retrouvé le nouvel exemplaire.

Il est cependant possible que cet animal soit plus commun qu'on ne le pense et que sa rareté apparente soit due à son écologie particulière. C'est probablement un animal qui ne vit que dans la grande forêt, car des ramassages systématiques autour des villages n'ont jamais permis de recueillir autre chose que des Microcèbes.

En août 1975, grâce à la Fondation Ligabue et avec Peyrieras, qui en avait précédemment recueilli un exemplaire vivant, nous avons eu l'occasion de rechercher cet animal pendant 10 jours dans les restes de forêts situées à l'Ouest de Mananara, notamment dans celle d'Andranomahitsy d'où provenait le premier animal. Une exploration nocturne systématique et très soigneuse de la forêt ne nous a malheureusement pas permis de retrouver la trace de cette espèce. En bordure de forêt et le long des haies, nous avons pourtant pu voir de nombreux *Microcebus*.

Source : MNHN, Paris

Aucun *Cheirogaleus* n'a pu être observé dans cette zone qui contenait pourtant des *Varecia*, des *Lemur* et des *Avahi*. On peut donc penser que si des *Allocebus* existent encore dans cette région, ils sont soit extrêmement rares, soit, comme les *Cheirogaleus*, en état d'hibernation, enterrés au pied des arbres ou abrités dans un trou d'arbre pendant l'hiver.

III. — Caractères anatomiques

Dans le genre *Allocebus*, la forme générale du crâne (fig. 35) est identique à celle des autres *Cheirogaleinae* : les frontaux sont bombés presque autant que chez *Microcebus*, nettement plus que chez *Cheirogaleus*. Le *foramen magnum* est rond : la région mastoïde est fortement développée. Le supraoccipital présente une pointe fine qui s'insinue entre les pariétaux. Le *foramen malaire* est très petit, ce qui est le cas pour l'ensemble des *Cheirogaleinae*. Le palais est allongé, étroit dans sa partie postérieure, les rangées dentaires étant presque parallèles.

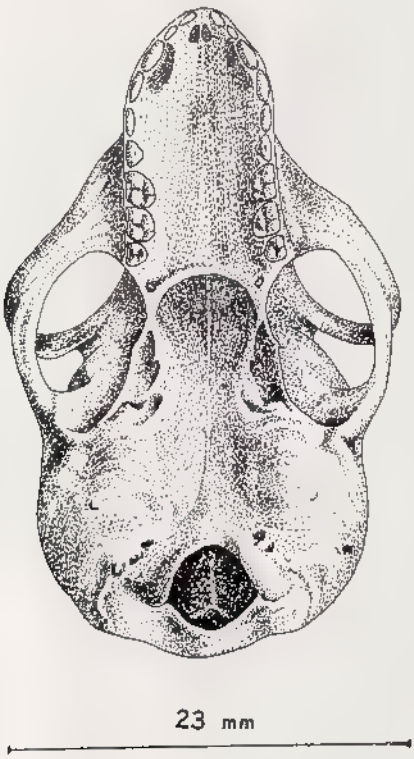


Fig. 35, crâne d'*Allocebus trichotis* (face inférieure).

Les dents comprennent : 2 incisives, dont l'interne est légèrement plus longue, 1 canine développée, 3 prémolaires, dont la première est presque aussi longue que la canine et la troisième très petite, et 3 molaires dont les 2 premières ont un hypocône.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Le type d'*Allocebus trichotis* présente une anomalie dentaire déjà signalée par FORSYTH MAJOR : il y a du côté gauche une petite prémolaire surnuméraire en arrière de la première caniniforme. Un diastème se trouve à l'emplacement correspondant du côté droit.

IV. — CARACTÈRES ÉTHOÉCOLOGIQUES

Selon A. PEYRIERAS (comm. pers.), l'animal vivant ressemble un peu à un *Microcebus* mais avait un pelage à reflets brillants, une allure plus svelte et semblait plus rapide dans son déplacement. Ses morsures étaient aussi beaucoup plus sévères. Il avait une face aplatie et ridée avec un museau assez long et pas d'oreille visible. Seuls, les longs poils clairs des oreilles étaient bien apparents.

Le peu de données morphologiques que nous possédons, ainsi que les caractères de son crâne, qui, par plusieurs aspects, rappelle celui de *Phaner furcifer*, et par l'allure caniniforme des prémolaires, celui du Lémurien africain *Euoticus elegantulus*, peuvent suggérer des habitudes voisines de celles de ces espèces.

Quand on sait que *Phaner* et *Euoticus* sont, au moins pour une partie de leur régime, des suceurs de nectar et lécheurs de sève qu'ils prélèvent en entaillant les branches avec leurs canines et prémolaires, et des mangeurs de gomme, on peut supposer qu'*Allocebus* a aussi un régime très particulier qui lui fait occuper une niche écologique différente de celle du *Microcebus murinus*.

SOUS-FAMILLE DES PHANERINAE NOV.

Genre type : *Phaner* Gray 1870.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX. — La sous-famille des *Phanerinae* ne comprend que le seul genre *Phaner*. Ce taxon, jadis rattaché aux *Cheirogaleinae*, s'en distingue nettement par de nombreux caractères anatomiques et éthoécologiques (PETTER, PARIENTE et SCHILLING 1971) ainsi que par son caryotype (RUMPLER et ALBIGNAC 1970), particularités que nous détaillerons aux chapitres correspondants.

4. — Genre **PHANER** Gray

Phaner Gray, 1870, Cat. Monkeys, Lemurs and Fruit-eating Bats in British Museum, p. 135.

Ce genre ne comprend qu'une seule espèce, *Phaner furcifer*, qui est un petit Lémurien très agile, aux habitudes strictement nocturnes et au régime très particulier.

Source : MNHN, Paris

1. — Systématique

1) Généralités. — *Phaner furcifer* (Blainville 1841) a une taille légèrement supérieure à celle de *Microcebus coquereli*.

Le genre fut créé par Gray pour séparer *Lemur furcifer* Blainville et repris par Schwartz (1931). Cette espèce avait, dans l'intervalle, été rangée tantôt dans le genre *Cheirogaleus*, tantôt dans le genre *Microcebus*.

Phaner furcifer (Blainville) (fig. 36)

Lemur furcifer Blainville, 1841, Ostéog. Mamm., Primates, p. 35. — Rode, 1939 : 440, n° 140.

Fig. 36, *Phaner furcifer* — Posture habituelle.

Source : MNHN, Paris

Noms malgaches : Tanta; vakiandrina; vakivoho (région de Morondava) (le deuxième nom fait allusion aux marques noires de la tête, le troisième à la ligne noire dorsale).

Noms étrangers : Phaner; Forked-crowned ou Fork-marked Dwarf-lemur; Waluwy.

2) Description. — *Phaner furcifer* a une coloration générale brunâtre avec une tête plus claire, rayée par deux bandes brun noir qui partent du dessus des yeux et vont se rejoindre et se continuer par une bande de même couleur sur le dos; la moitié distale de la queue est noire.

Longueur (tête et corps) : 24 cm; longueur de la queue : 37 cm; poids d'un adulte normal : 360 à 500 g.

Malgré l'étendue de sa zone de répartition, *Phaner furcifer* est la seule espèce du genre; on trouve cependant quelques différences dans la taille et la couleur du pelage entre les exemplaires de l'Ouest et ceux du Nord et du Nord-Est.

Les exemplaires des collections sont insuffisamment nombreux et leurs indications d'origine trop rares pour permettre de préciser la systématique de détail. Il semble cependant que des exemplaires de l'Est de Madagascar (collection Audebert), dont la taille est nettement plus forte que ceux de l'Ouest, mériteraient d'être séparés en une sous-espèce particulière.

3) Caryotype. — Le caryotype de *Phaner furcifer* est très différent de celui des *Cheirogaleinae*. Le nombre diploïde est 2N = 48 chromosomes. Parmi les autosomes, on distingue 2 paires de chromosomes médians, 6 paires de chromosomes submédians et 14 paires de chromosomes acrocentriques de tailles régulièrement décroissantes. Le chromosome X est un grand chromosome médiocentrique, Y un petit acrocentrique. Le nombre fondamental (N.F. = 62) est différent de celui des *Cheirogaleinae*.

II. — Observation dans la nature et élevage en captivité

L'observation de *Phaner* au cours de ses déplacements nocturnes est assez difficile car c'est un animal très rapide, toujours très pressé, restant rarement immobile et évoluant généralement assez haut dans la végétation. La pénétration dans la forêt de l'Ouest (fig. 38), où il vit, n'est jamais très facile sans aménagements, mais les difficultés sont encore beaucoup plus grandes dans la forêt humide où la végétation est plus dense, la visibilité moins bonne et les arbres plus élevés. On peut cependant assez bien l'observer, sans le déranger, en l'éclairant avec une lumière faible ou de couleur rouge pendant qu'il mange. On le repère assez facilement à cause de la puissance et de la fréquence de ses cris mais il est souvent difficile à localiser avec précision car la brillance de ses yeux n'est visible que très sporadiquement au cours de ses déplacements. Dans l'Ouest, le meilleur moment pour l'observer est entre mai et novembre, lorsque les arbres sont plus ou moins dépourvus de feuilles.

Phaner furcifer vit facilement en captivité. Il consomme peu de fruits et s'accoutume très bien d'un régime composé essentiellement de lait, de miel et de fruits.

Source : MNHN, Paris

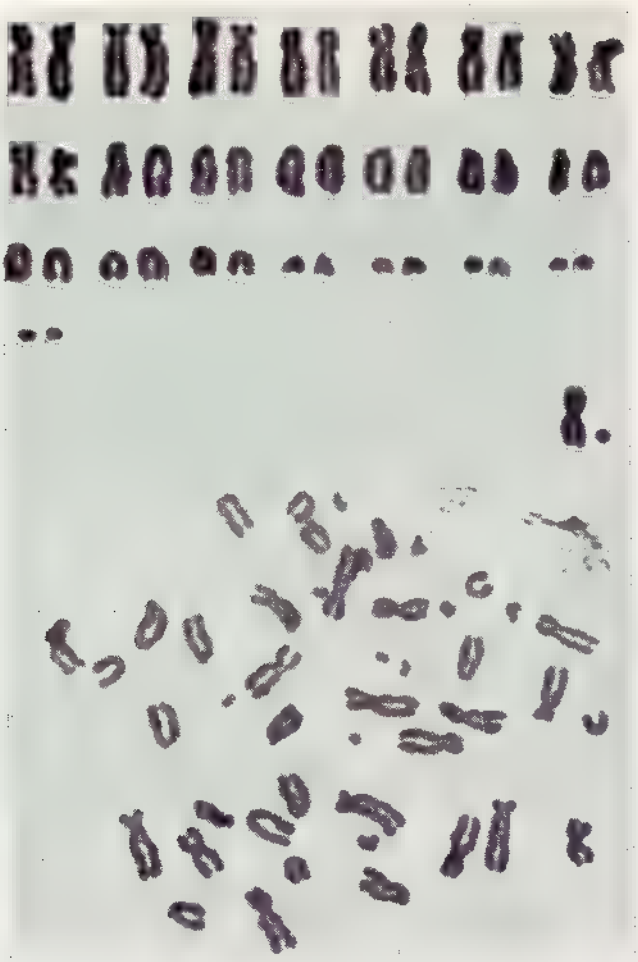


Fig. 37, chromosomes de *Phaner furcifer*.

III. — Distribution géographique (carte 3)

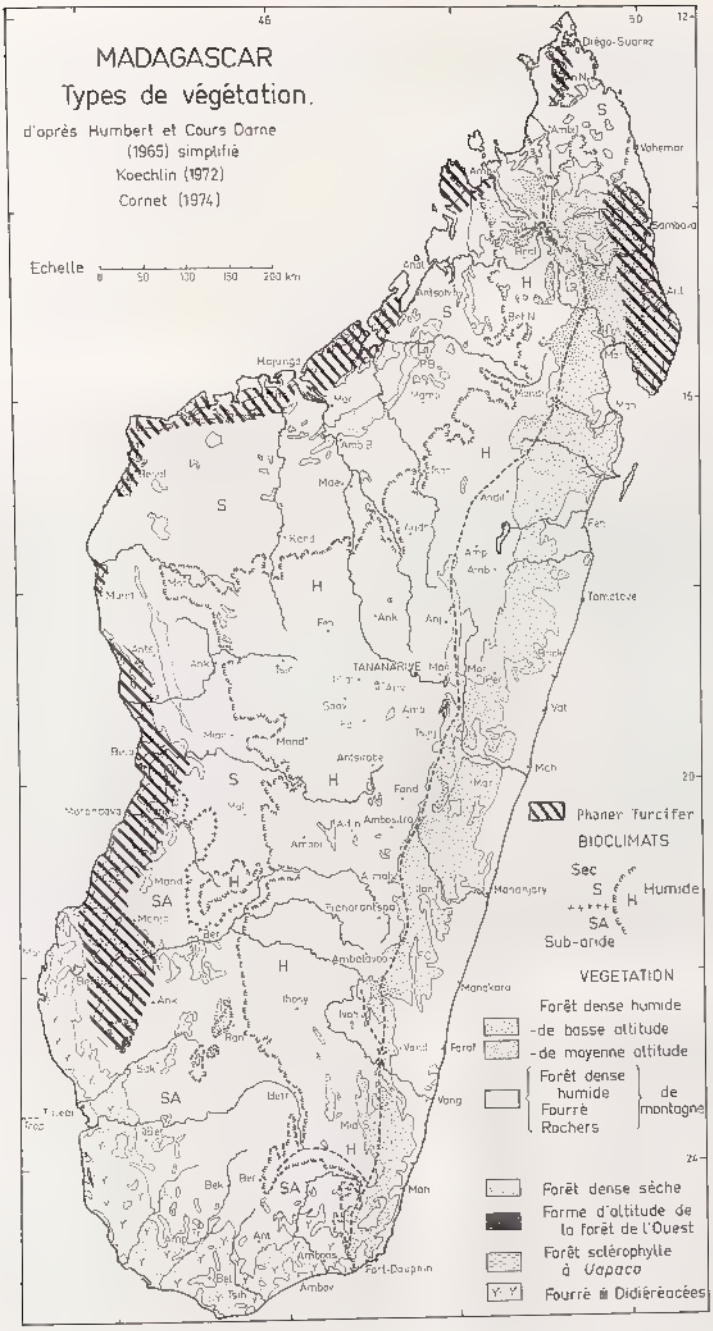
L'étude des collections naturalisées fournit pour *Phaner furcifer* les indications de localités suivantes : Morondava (type conservé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), Beroboka (= Analabe) (à 60 km au Nord de Morondava), Tabiky (près d'Ankazoabo), baie de Passandava (= baie d'Ampasindava), Ambanja (au Nord-Ouest de l'île), la Montagne d'Ambre. Nous l'avons, en outre, observé au Sud de Manja (au Nord du Mangoky) et sur la presqu'île Masoala (baie d'Antongil) et il nous a été signalé dans le Sud-Est (?).

Deux exemplaires de la « baie de Passandava » (conservés à Leyde et récoltés par Pollen et Van Dam) ont un pelage roux, plus épais et plus dense que ceux de la région de Morondava. Certains ont une raie dorsale plus large. Ils ont la moitié distale du dernier tiers de la queue blanche, l'autre moitié étant noire.

Source : MNHN, Paris

Fig. 38, habitat de *Phaner furcifer* et de *Microcebus coquereli* dans l'Ouest de Madagascar.

Source : MNHN, Paris



Carte 3, Répartition de *Phaner furcifer*.

Un exemplaire portant l'indication « Passumbe, Est de Madagascar » (localité dont nous n'avons malheureusement pas pu retrouver l'emplacement sur la carte), conservé à Leyde et récolté par AUDEBERT est plus gris et a une taille presque double de celle des exemplaires de Morondava.

Source : MNHN, Paris

Un exemplaire d'« Antananamosatra » (endroit que nous n'avons pas non plus réussi à localiser), conservé au British Museum (N.H.) et récolté par STEVENS, a un pelage très dense, de couleur plus vive et plus jaune. Son dessin en forme de fourche est particulièrement net.

Les exemplaires que nous avons observés sur la Montagne d'Ambre nous ont paru de grande taille, avec une ligne dorsale très large. Un exemplaire femelle, naturalisé, venant de cette région (conservé au British Museum (N.H.) et récolté par RAND), mesure : 260 mm pour la tête et le corps, 375 mm pour la queue, 71 mm pour les pattes postérieures et 33 mm pour l'oreille, alors qu'une femelle naturalisée, venant de Beroboka et assez semblable aux autres exemplaires de cette région, a comme mesures correspondantes : 227 mm, 348 mm, 42 mm et 30 mm.

Phaner existe donc dans tout l'Ouest de Madagascar, au Nord des fleuves Onilahy et Fiherenana. Par contre, dans l'Est, nous ne l'avons vu que dans la presqu'île Masoala à la station de Hiaraka à 500 m d'altitude (3 700 mm de pluie par an), et jamais au Sud de cette région en dépit de recherches systématiques (bien qu'il nous ait été signalé dans le Sud-Est). Au Nord, dans la Montagne d'Ambre, nous l'avons observé à plus de 1 000 m d'altitude à la station des Roussettes (3 800 mm de pluie par an). Ces animaux de l'Est et du Nord, qui ont une taille plus forte, pourraient très probablement être séparés comme nous l'avons proposé en une sous-espèce particulière (PETTER, SCHILLING et PARIENTE 1971).

Dans l'Ouest, du Nord au Sud de leur zone de répartition (de 1 500 mm à 700 mm par an de pluie), les animaux subissent au moins 3 à 4 mois de sécheresse.

Étant donné la grande diversité des biotopes fréquentés par les *Phaner*, on comprend mal pourquoi on n'en trouve pas dans des endroits tels que l'Ankarafantsika, au Nord d'Ambato-Boeni (1 500 mm par an de pluie), qui est couvert par une forêt de type occidental, ou pourquoi, dans l'Est, cette espèce ne descend pas plus bas que le cap Masoala.

La sécheresse trop grande peut, par contre, expliquer son absence au Sud de l'Onilahy, dans le Sud-Ouest.

Comme nous le verrons à propos de son alimentation, l'explication de la répartition discontinue de *Phaner* est peut-être à rechercher dans la composition des forêts, la présence de certains types d'arbres dans son biotope, comme par exemple les Baobab dans l'Ouest, ou des espèces équivalentes dans l'Est, étant peut-être une condition importante pour sa survie.

IV. — CARACTÈRES MORPHOANATOMIQUES

1) GÉNÉRALITÉS. — *Phaner furcifer* possède de grandes oreilles et un museau plus allongé que les *Cheirogaleus*. Sa queue a aussi une plus grande taille. Ses mains sont beaucoup plus larges et massives que celles des *Cheirogaleinae*.

2) PELAGE, PEAU ET GLANDES CUTANÉES. — Le pelage de *Phaner furcifer* est très semblable à celui des *Cheirogaleus* mais sa queue est couverte de poils plus raides et plus longs.

Les doigts et les orteils se terminent à leur extrémité interne par un coussinet aplati portant des crêtes longitudinales (RAKOTOSAMIMANANA et RUMPLER 1971).

Source : MNHN, Paris

Les coussinets palmaires, comme ceux des *Cheirogaleinae*, ont un aspect mamelonné et portent des crêtes dermatoglyphiques. La surface palmaire centrale est occupée par des verrues qui portent des crêtes. L'ensemble des coussinets porte très peu d'arcs mais beaucoup de tourbillons et de boucles.

L'hallux porte sur sa première phalange un coussinet aplati; les autres coussinets sont mamelonnaires. Les coussinets plantaires portent des dessins surtout sur leur partie distale. Ce sont des boucles phalangiennes et des tourbillons sur les interdigitaux externes, des boucles tarsiennes et des tourbillons sur les interdigitaux internes. La partie proximale de la sole porte surtout des champs ouverts du côté interne et quelques dessins sur le côté externe.

Une large glande cutanée s'étend chez le mâle, sur la partie antérieure du cou (fig. 39).

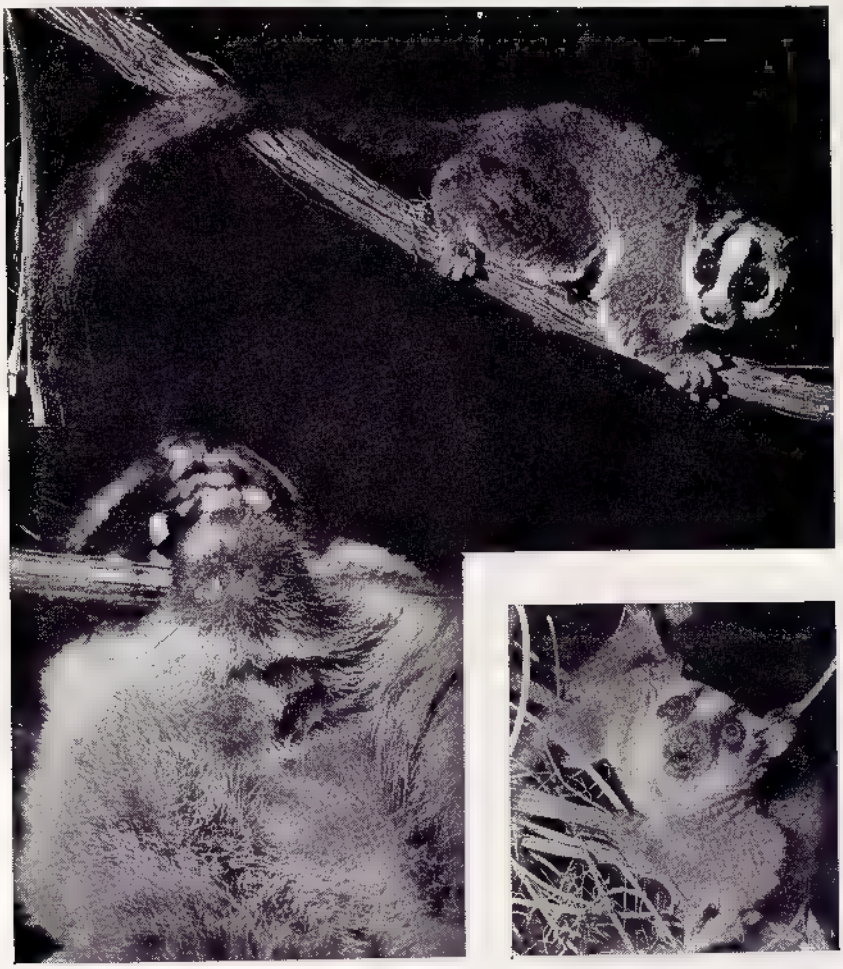


Fig. 39, *Phaner furcifer* — Postures habituelles au cours de ses déplacements (en haut et à droite). On remarque bien les marques noires caractéristiques du pelage de sa tête. Sur la photo de gauche, on distingue la position de la glande du cou (surface nue et rose d'environ 1 cm de diamètre).

Source : MNHN, Paris

3) Crane et dents (fig. 40 et 41). — Le crâne de *Phaner furcifer* a une forme nettement différente de celui des *Cheirogaleinae*. Mais c'est surtout par ses caractères dentaires qu'il s'en différencie très nettement.

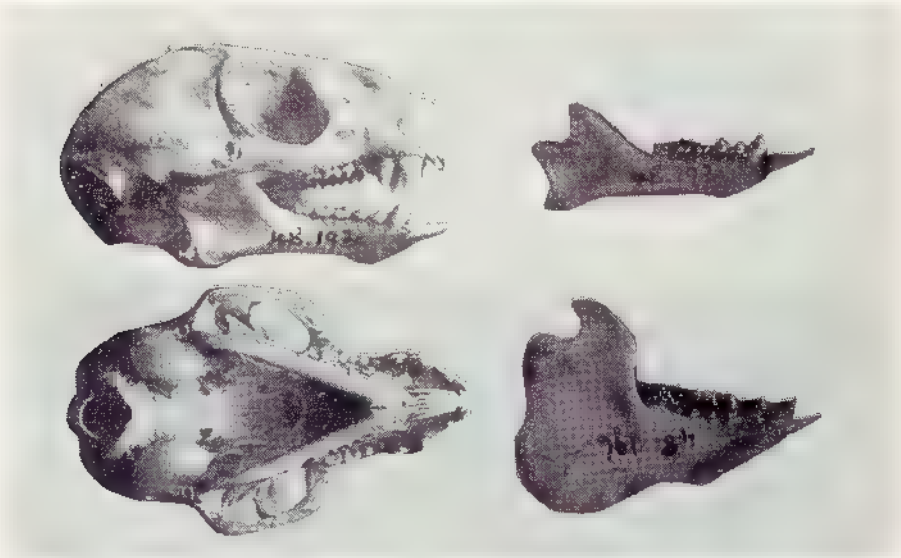


Fig. 40, à gauche : crâne de *Phaner furcifer*; à droite, en haut : mandibule de *Phaner*; en bas : mandibule d'*Avahi*. Grandeur nature.

Les rangées dentaires sont presque parallèles, ce qui le distingue des genres *Cheirogaleus* et *Microcebus* mais le rapproche du genre *Allocebus*.

C'est, avec *Allocebus*, le genre de Lémurien malgache possédant les canines les plus fortes à la mâchoire supérieure (Petter-Rousseaux et Petter 1967). Les autres particularités de la denture apparaissent bien en comparant un crâne de *Phaner* avec celui d'un *Cheirogaleinae* de même taille, *Cheirogaleus major*, par exemple; on distingue surtout de grosses différences à la mâchoire supérieure : contrairement à celles du Cheirogale, les incisives supérieures sont fortes, très proclives et écartées l'une de l'autre. Lors de l'ouverture faible de la bouche pour la préhension d'un petit objet, elles peuvent s'opposer de façon très précise au groupe de dents formé par les incisives et les canines de la mâchoire inférieure.

Le tiers antérieur du palais présente un rétrécissement latéral très net (qui n'existe pas chez les Cheirogales) par rapport à la partie postérieure, et, en observant le crâne latéralement, on peut voir une courbure caractéristique de la ligne d'implantation des dents, ce qui donne l'impression d'un « nez » busqué. Il est intéressant de remarquer que cette déformation est en rapport avec un très grand développement de la première prémolaire qui arrive presque dans certains cas à égaler la canine.

La première prémolaire inférieure est aussi très développée mais ce caractère est moins original et se retrouve chez les autres Lémuriens; cette prémolaire rem-

Source : MNHN, Paris

Fig. 41, *Phaner furcifer* — La bouche ouverte montre les fortes canines et les premières prémolaires caniformes. En bas et à droite, le crâne est vu latéralement; les premières incisives supérieures et canines inférieures sont fortement proclives, formant avec le groupe des incisives et canines inférieures transformées en « peigne », un outil de précision bien adapté au régime.

place en effet la canine qui joue elle-même le rôle d'une troisième incisive en participant à la formation du « peigne ». Cette dent s'oppose aux deux dents puissantes de la mâchoire supérieure quand l'animal mord les branches.

La deuxième prémolaire supérieure est aussi caniniforme mais a une taille très réduite (inférieure à celle du Cheirogale) et n'a probablement qu'un rôle fonctionnel restreint. La troisième prémolaire, petite, porte un protocône comme les molaires.

La partie postérieure du palais est aussi plus étroite que chez le Cheirogale et les lignes d'implantation des dents paraissent beaucoup plus parallèles. Cette conformation est due au moindre développement des molaires qui, assez petites et possédant trois cuspides saillantes, sont d'un type broyeur beaucoup moins accusé.

Ces particularités dentaires constituent en toute probabilité une adaptation à un régime alimentaire très spécialisé.

4) Appareil reproducteur. — Le pénis des *Phaner* a des différenciations cornées en plus des écailles observées chez des *Cheirogaleinae*. Le gland porte quatre grosses épines toutes insérées au même niveau et symétriquement disposées deux à deux sur les côtés. La garniture de petites écailles occupe surtout la face ventrale du gland (Petter-Rousseaux 1962). Ce perfectionnement, par rapport au *Microcebus*, de l'appareil épineux du gland rapproche *Phaner* des *Lemur*.

Source : MNHN, Paris

5) Appareil digestif. — Chez *Phaner*, les proportions relatives du tractus digestif et particulièrement du cœcum sont très spéciales : le cœcum est presque aussi grand en surface relative que celui de *Lepilemur* qui est un animal de plus grande taille et purement foliivore. La surface relative, côlon plus cœcum, est en effet : 122 pour *Cheirogaleus*, 437 pour *Phaner* et 607 pour *Lepilemur* (Hladik 1967).

La langue du *Phaner* est très allongée et a une forme étroite et pointue très différente de celle des autres Lémuriens malgaches. Lorsque l'animal cherche à lécher un exsudat dans un trou, elle peut sortir de la bouche de plus de 3 cm. Un animal peut ainsi percer de part en part une banane mûre posée sur le grillage de sa cage. Lorsque la bouche est presque fermée, l'écartement entre les incisives supérieures et inférieures peut en laisser passer l'extrémité.

V. — Caractères morphologiques et éthoécologiques

1) Posture, locomotion, manipulation. — *Phaner furcifer* présente un assez grand nombre de traits communs avec les *Cheirogaleinae*, mais la plus grande longueur de ses pattes, surtout les postérieures, et la forme de son corps semblent en faire un intermédiaire entre les *Microcebus* et les *Lemur*.

A - *Postures.*

(*a*) Comme *Microcebus* lorsqu'il s'apprête à se déplacer, il se tient souvent avec les pattes semi-pliées. L'avant du corps reste ainsi assez près du support. L'arrière, par contre, est fortement surélevé et la queue est plus mobile, tantôt dans le prolongement du corps, tantôt, comme celle de *Lemur*, dressée verticalement.

(*b*) Comme chez *Lemur*, la posture de repos la plus fréquente semble être une position accroupie ou assise, l'animal cherchant le plus souvent à avoir un appui pour le bas du dos. Le corps est légèrement incliné et la queue pend au-dessous.

(*c*) C'est à partir de cette posture que, comme *Lemur*, il prend une position de sommeil avec la tête repliée entre les cuisses, formant ainsi une boule presque parfaite.

(*d*) S'il est intrigué, il se tient, comme *Lepilemur*, le corps bien redressé, accroupi sur les pattes arrière avec les deux bras en avant ou relevés, encadrant la tête. Depuis cette position, il peut même se redresser sur les pattes arrière. Nous ne l'avons cependant jamais observé, comme *Lepilemur*, donnant des giffles pour se défendre.

(*e*) Grâce à sa taille et à ses griffes pointues, *Phaner* peut prendre, en évoluant au milieu des branches, des positions plus variées que celles des autres espèces de Lémuriens.

B - *Locomotion.*

Comme *Microcebus*, *Phaner* avance souvent le long des grosses branches avec les membres fléchis, le nez près du support. Cependant, la partie postérieure de l'animal reste toujours un peu surélevée et la queue, pendant qu'il marche, est souvent dans le prolongement du corps et sert de balancier.

Source : MNHN, Paris

Dans la forêt de l'Ouest, les déplacements se font au niveau où se trouve le plus grand nombre de branches horizontales, c'est-à-dire entre 3 ou 4 m et 10 ou 12 m, suivant le développement de la forêt. Nous en avons observés qui descendaient jusque sur le sol ou se déplaçaient à plus de 15 m de haut sur les branches des gros Baobabs de l'Ouest. Dans l'Est et le Nord, nous les avons généralement observés sur les branches situées à 10 ou 15 m de haut.

La progression de *Phaner* est rapide et faite de courses entrecoupées de sauts. Il est possible d'aller à la même vitesse que lui lorsqu'on suit un layon en marchant rapidement.

Comme les *Lemur*, il suit les branches horizontales jusqu'à leur extrémité et saute dans le bouquet de feuillage de l'extrémité d'une branche horizontale d'un autre arbre. La souplesse des branches amortit le choc d'arrivée après les grands sauts. Pendant son « vol », il garde les membres très écartés, ressemblant un peu à un Écureuil volant. Grâce à ses mains puissantes, il agrippe le feuillage et, après une fraction de seconde, profitant de l'élan que lui a donné la branche en se relevant, il continue sa course.

Sa très grande agilité, jointe à une détente puissante, lui permet des sauts horizontaux de 5 à 6 m, mais comme il se laisse souvent tomber en même temps de plusieurs mètres, le déplacement peut atteindre plus d'une dizaine de mètres. *Phaner* peut grimper sur les plus fins rameaux, notamment lorsqu'il lèche les fleurs, mais peut aussi grimper ou descendre (la tête en bas) le long des gros troncs.

Lorsqu'il explore les zones où les lianes sont enchevêtrées, il court aussi bien verticalement qu'horizontalement et au-dessus ou au-dessous d'un support.

C - *Manipulation* (fig. 42).

La main de *Phaner* est très semblable à celle de *Cheirogaleus* et *Microcebus*, mais elle est plus large et plus forte.

Contrairement à *Cheirogaleus*, la forme de son corps lui permet facilement une position assise que l'animal adopte avec diverses transitions assez fréquemment, ce qui libère la main qui est alors utilisée pour tenir la nourriture ou un objet comme le font *Microcebus* et *Lemur*.

Phaner furcifer possède, comme certains Prosimiens africains *(Euoticus elegantulus)* et de façon moindre, *Microcebus coquereli*, des ongles très pointus et carénés qui lui donnent la possibilité de s'agripper sur l'écorce de branches ou de troncs verticaux d'un diamètre important, même sur ceux des Baobabs qui forment de véritables murailles verticales. Cette possibilité le distingue nettement des types de Primates qui grimpent surtout en enserrant le support (généralement entre le pouce en abduction et les autres doigts), comme *Microcebus*, *Cheirogaleus*, *Lemur* et la plupart des Singes, et rappelle celle de certains Singes du Nouveau-Monde *(Callithricidae)*, voire celle de nos Écureuils d'Europe, bien que ces animaux possèdent des griffes vraies et non des ongles.

Quoi qu'il en soit, il est intéressant de rapprocher cet avantage postural au fait que *Phaner furcifer* et *Euoticus elegantulus*, ainsi que *M. coquereli* dans une moindre mesure, sont, en grande partie, mangeurs ou lécheurs de gommes et d'exsudations provoquées par des Insectes parasites de végétaux; or celles-ci sont très

Source : MNHN, Paris

Fig. 42, pied et main de *Phaner furcifer*.

souvent situées sur des branches ou des troncs de gros diamètre. A ce point de vue, ce serait de *Daubentonia*, dont les griffes sont encore mieux adaptée, mais qui est plus lourd, que *Phaner* se rapprocherait le plus. D'après la forme de ses griffes, il est probable qu'*Allocebus* ait lui-même des possibilités d'usage de la main et un genre de vie très proches de ceux de *Phaner*.

2) Rythme d'activité. — Contrairement à *Microcebus coquereli*, dont les manifestations sonores sont assez rares, *Phaner* est très bruyant et il est facile en écoutant ses cris de se faire une idée de son rythme d'activité. Dès la tombée de la nuit, on est frappé par l'intensité sonore des cris qui semblent venir de toutes les directions. Leur abondance diminue peu à peu au cours de la nuit, mais ils ne cessent pas et il est rare que 10 mn s'écoulent sans que l'on entende un cri de *Phaner*.

Un comptage des séries de cris au cours d'une nuit nous a permis de dresser le diagramme de la figure 43 (Petter, Pariente et Schilling 1971); les cris très faibles, donc trop lointains, n'ont pas été pris en considération. Nous avons en outre compté comme « série de cris » soit quelques cris successifs, soit une succession rapide, soit une longue suite de cris réguliers. Ces conditions entraînent probablement quelques erreurs d'évaluation, mais l'observation directe des animaux confirme que les cris sont d'autant plus fréquents que les *Phaner* sont plus actifs. Notons que tout dérangement déclenche une réaction sonore; ainsi, certaines séries de cris, se prolongeant en chaîne, provenaient du passage de Potamochères ou de la présence d'un Rapace nocturne.

En octobre, dans la région de Morondava, le premier cri de *Phaner* retentit régulièrement à 18 h 30 (entendu une seule fois à 18 h 10), mais c'est vers 18 h 35 seulement que les manifestations sonores se généralisent.

Source : MNHN, Paris

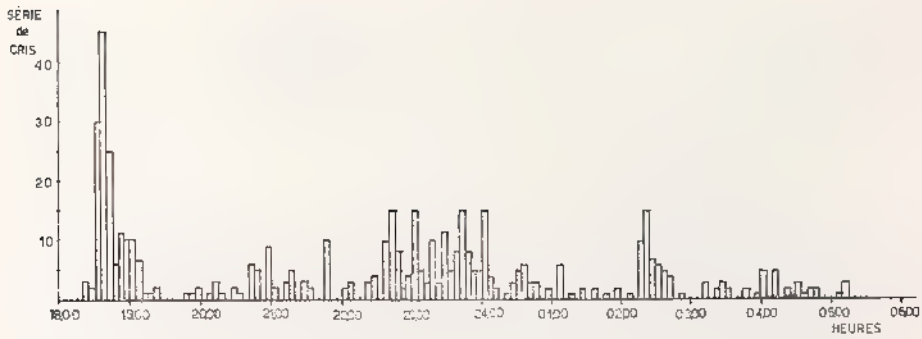


Fig. 43, *Phaner furcifer* — Diagramme de fréquence des cris (nombre de séries de cris entendus au cours de la nuit).

Un fait extrêmement marquant est d'ailleurs la très grande régularité des heures de sortie des animaux. A 2 ou 3 minutes près, on peut prévoir le début de l'activité des animaux.

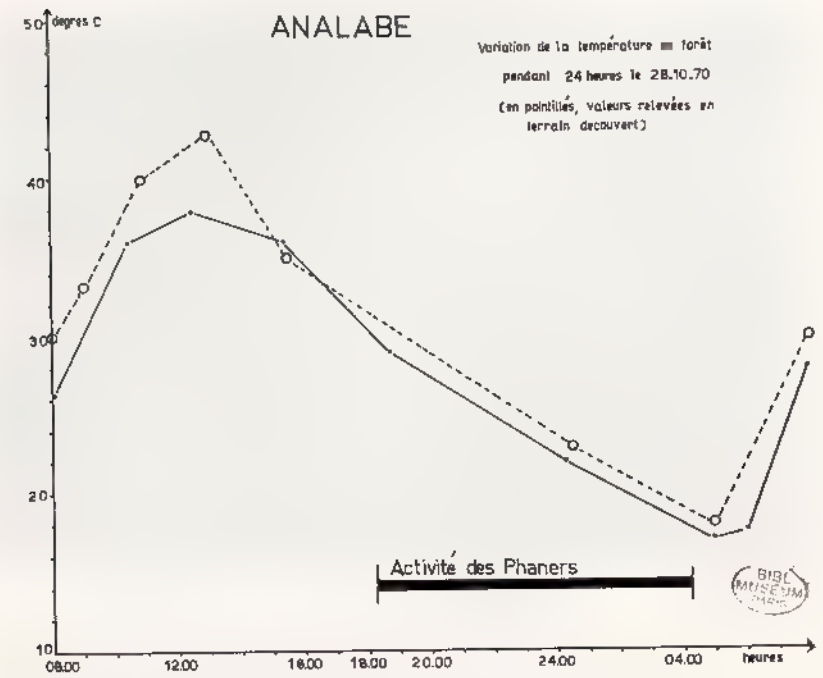
Il nous a même été possible de relier ce dernier à un certain seuil de luminosité ambiante. Comme le pense Pariente (1972), l'heure des sorties (sans doute indépendante de l'heure du réveil proprement dit) traduit le moment où l'activité peut se manifester dans des conditions externes favorables. Pour un animal strictement nocturne comme *Phaner*, le stimulus déclencheur pourrait être soit lumineux soit thermique. Nous voyons cependant sur la courbe (fig. 44) que la température est de l'ordre de 30° C au moment de la sortie et de 18° C lors de la rentrée au nid et que la sortie se fait au cours d'une baisse de température progressive (1° C par heure) alors que la rentrée précède de 40 à 60 mn la hausse. Les variations de température ne nous paraissent donc pas être en cause dans le déterminisme du déclenchement d'activité.

Sur la courbe (fig. 44, en bas), on voit, au contraire que l'activité commence dès que la luminosité ambiante tombe au-dessous de 8 lux. Les animaux manifestent une grande activité pendant les 10 heures qui suivent, où nous voyons qu'en forêt les conditions de lumière sont relativement stables et se situent aux alentours de 300 lux.

L'heure de la rentrée dans le nid est moins précise. Toutefois, en octobre, nous n'avons jamais vu les animaux rester actifs au-delà de 5 h 20, moment correspondant à quelques lux sur le graphique. Mais en fait les rentrées ont lieu souvent plus tôt, autour de 4 h 20, au moment où la lumière ambiante est de l'ordre de 0.01 lux et où la luminosité augmente le plus rapidement (300 lux à 4 h 00 - 30 000 lux à 4 h 30). Notons que le 28 octobre à Analabe, le bord supérieur du soleil se lève à 5 h 25 et qu'il se couche à 18 h 11 compte tenu de la réfraction.

On peut donc considérer que l'activité des animaux suit d'assez près les changements circadiens de la luminosité ambiante, mais il faut rappeler (Pariente 1972) qu'étant sous les tropiques, la course apparente du soleil est peu éloignée d'une perpendiculaire à l'horizon, donc la lumière ambiante change très vite au coucher et au lever. Les quelques minutes de décalage entre l'activité de l'animal et le rythme

Source : MNHN, Paris



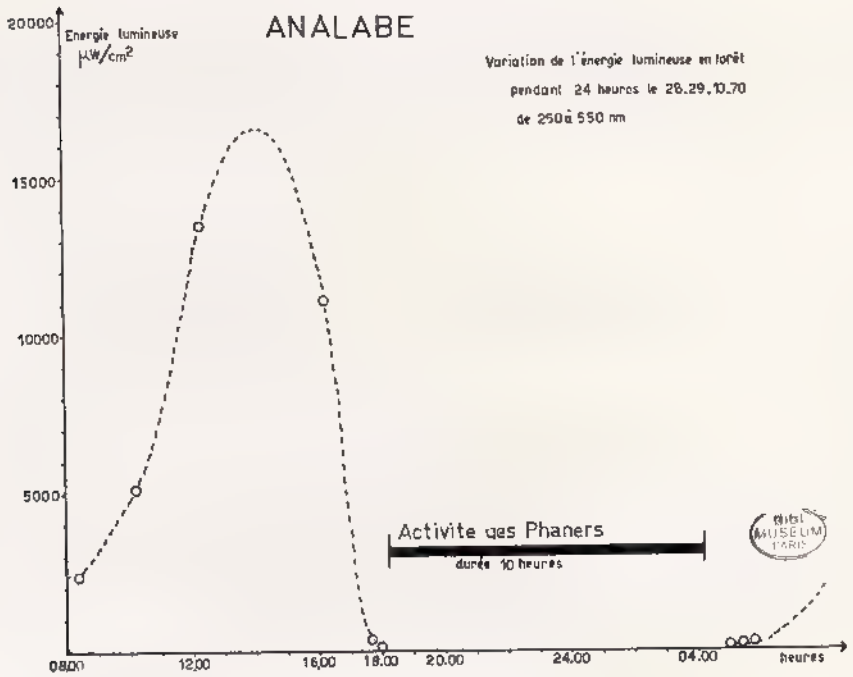


Fig. 44, activité des *Phaner* dans leur milieu naturel en relation avec les variations de la température et de la lumière.

Source : MNHN, Paris

solaire correspondent à un rapport des luminosités de 100 au lever et de 10 000 au coucher. Ce sont ces valeurs, très différentes de celles au moment du lever ou du coucher du soleil qui sont donc les synchroniseurs réels du rythme d'activité des animaux.

Tous les *Phaner* sortent de leur nid à peu près avec la même rapidité; généralement le mâle d'abord, suivi peu après par la femelle (Charles Dominique comm. pers.). Ils font brusquement irruption hors de leur nid, courent sur une branche, sautent sur un arbre et de là, par plusieurs sauts et une course rapide, s'éloignent en quelques secondes à une trentaine de mètres avant d'émettre leur premier cri.

Entre 18 h 20 et 18 h 45, en octobre, il est facile de voir de nombreuses silhouettes d'animaux, sautant et courant, se détacher sur le ciel encore clair. Pendant un quart d'heure, entre 18 h 30 et 18 h 45, les *Phaner* semblent surgir de partout et sont très bruyants.

Dès leur sortie du nid, les *Phaner* vont directement vers certains arbres pour s'alimenter. Ils y restent généralement quelques minutes avant de continuer leur course, de station en station. Pendant une heure environ, ils se déplacent beaucoup. Après la première heure, les déplacements diminuent, mais nous avons cependant observé des *Phaner* actifs en train de manger ou de se déplacer à tout moment de la nuit.

Le long du bras asséché de la rivière qui longeait un de nos terrains d'études, des comptages effectués grâce à la réflexion des yeux des animaux sur une même distance mais à des heures différentes, ont donné des résultats assez constants entre 22 heures et 4 heures. Par contre, il y avait nettement moins d'animaux visibles pendant leur forte période d'activité entre 20 heures et 22 heures.

3) Abri. — Lorsque les *Phaner* coexistent dans la même zone que des *Microcebus coquereli*, il arrive qu'ils occupent pendant le jour des nids de Microcèbes. Nous en avons observé à plusieurs reprises endormis dans ces nids.

Il est peu probable que les *Phaner* construisent quelquefois des nids. Nous n'avons observé aucun nid dans des zones riches en *Phaner*, mais où les Microcèbes étaient apparemment absents. En outre, en captivité, au laboratoire d'Écologie du Muséum national, à Brunoy, des *Microcebus coquereli* captifs ont construit rapidement des nids tandis que les *Phaner*, disposant des mêmes matériaux, n'ont pas cherché à en faire. Ils remplissent cependant souvent leurs nichoirs de feuillage.

Il semble que le plus généralement les *Phaner* s'abritent pendant la journée dans des trous d'arbres; c'est ce que disent les bûcherons et nous en avons trouvé dans des trous d'arbres morts et vu disparaître au lever du jour au niveau des cicatrices des grosses branches de Baobab où nous les voyions monter en s'aidant des lianes ou des grands arbres voisins.

4) Régime alimentaire. — Pendant toute la saison sèche (mars à novembre dans l'Ouest), les *Phaner* sont des lécheurs de nectar, mais surtout des mangeurs de gommes végétales et de sécrétions d'Insectes. Les différents emplacements où s'arrêtaient successivement les animaux que nous avons observés dans l'Ouest (Petter, Schilling et Pariente 1971) au cours de la nuit, étaient essentiellement des branches ou des troncs d'où exsudaient de telles sécrétions. Leur domaine vital comprenait de nombreux « talafoty » *(Rhopalocarpus lucidus)* dont presque tous

Source : MNHN, Paris

les fins rameaux étaient parasités en octobre et novembre par des larves au dernier stade d'Insectes Homoptères Auchénorhynches (*Cercopoidea* appartenant à la famille des *Machaerotidae*) (1), protégées par des loges en forme de coquille d'Escargot adhérentes sur les rameaux (fig. 45). De l'ouverture exsudait un liquide sirupeux que les *Phaner*, en allant de rameau en rameau, passaient des heures à lécher.

Fig. 45, *Phaner furcifer* explorant les rameaux de *Rhopalocarpus lucidus*, à la recherche de logettes de larves d'Homoptères (photo de droite) pour en lécher les orifices.

(1) Nous tenons à remercier ici MM. le Professeur A. S. Balachowsky et M. Boulard, Laboratoire d'Entomologie, Muséum national, Paris, qui ont bien voulu déterminer nos spécimens d'Homoptères.

Source : MNHN, Paris

Un autre type d'arbre, également très abondant dans cette région, le « Taly » (*Terminalia* sp.), est aussi très fréquenté. Cet arbre présente, souvent, sur le tronc au niveau des bifurcations des premières branches des boursouflures qui correspondent probablement à une réaction de l'arbre à l'attaque de larves de Coléoptères (fig. 46). Nous avons trouvé ces larves dans leurs galeries, rongeant les zones de bois mort à la limite des excroissances. Au niveau de ces plaies exsudent des sécrétions épaisses et translucides que les *Phaner* lèchent avec passion. Ils grattent aussi souvent la surface des excroissances avec leurs incisives pour arracher des croûtes d'écorce anormale, mettant à découvert des réserves de gomme.

Fig. 46, *Phaner furcifer* mangeant des gommes sur un tronc de Taly.

Nous avons aussi observé ces animaux attaquant l'écorce saine de ces arbres ainsi que celle de jeunes « Talin'ala » (*Terminalia* sp.). Ils les raclent avec leurs incisives et même les mordent avec leurs canines en inclinant latéralement la tête. Ils lèchent ensuite la sève qui sort des blessures (fig. 47). Les *Phaner* passent aussi de très longs moments à proximité des bourgeons de Baobabs à l'extrémité des

Source : MNHN, Paris

branches. Sur ces arbres, ils attaquent aussi tous les soirs certaines boursouflures et cicatrices des grosses branches et consacrent de longs moments à les gratter et les lécher, se succèdant fréquemment aux mêmes endroits. Les différents arbres que nous venons de citer sont, de loin, les plus fréquemment visités, mais nous avons observé en outre des *Phaner* léchant pendant de longs moments des grappes de fleurs de « Tambitsiky » *(Crateva greveana)*, l'un des seuls arbres en fleurs au début de novembre dans l'Ouest. S'agrippant aux plus fins rameaux, ils embrassent les grappes terminales et les lèchent méthodiquement avec grand soin. Ils visitent probablement de même d'autres espèces au fur et à mesure de leur floraison. Des bûcherons nous ont dit qu'ils avaient vu des *Phaner* manger (ou lécher) des bourgeons et de jeunes feuilles de deux arbres : « Anatsiko » *(Securinega seyrigi)* et « Hazoby » (*Strychnos* sp.), ainsi que de « Talin'ala » (*Terminalia* sp.). Nous n'avons pu confirmer ces témoignages mais nous pouvons affirmer que certains des animaux que nous avons observés pendant des nuits entières, en octobre-novembre, sont restés en permanence dans ces trois sortes d'arbres.

Fig. 47, la langue étroite et pointue de *Phaner furcifer* (à gauche) et celle large et mince de *Microcebus coquereli* (à droite).

Malgré l'importance des gommes et sécrétions dans leur alimentation, les *Phaner* ne dédaignent pas les Insectes qu'ils trouvent en se déplaçant, mais ils sont probablement assez sélectifs. Deux animaux venant d'être capturés n'ont pas touché des larves de Coléoptères, des Geckos, des Caméléons et des Sauterelles mis à leur disposition, contrairement aux *M. coquereli* placés devant le même choix. Ils ont cependant accepté un *Sphingidae* et une grosse Mante religieuse dont ils se sont même partagé les morceaux, d'ailleurs sans agressivité. Ils acceptaient de manger des Bananes et des Mangues en les léchant et de mâchonner des fruits de

Source : MNHN, Paris

Tamarinier. Plus tard, en captivité depuis un certain temps, les animaux n'ont pas touché non plus à la viande ou aux jeunes souris mortes que nous leur présentions, mais ont mangé avec avidité des fruits, du miel et du lait.

En captivité, nos animaux n'ont pas touché aux amas de gomme anciens et séchés, probablement trop durs pour eux, que nous avions récupérés pour eux à plusieurs reprises sur les écorces.

5) Reproduction. — Nous n'avons encore pu recueillir aucune information précise sur la reproduction du *Phaner*. Selon les informations données par les bûcherons, ces animaux s'accoupleraient peu après les premières pluies, vers le 15 novembre. Il n'y aurait qu'un jeune, ce qui serait confirmé par le fait que plusieurs fois nous avons vu une mère avec son jeune dans la forêt. La mère l'abriterait d'abord dans un trou d'arbre puis le porterait ensuite sur le ventre et enfin sur le dos, comme le font les Lémurs. Par ces deux derniers traits, non encore confirmés, *Phaner* serait aussi assez proche des *Lemur*.

6) Moyens d'intercommunication.

A - *Signaux auditifs* (fig. 48).

Les émissions sonores des *Phaner* sont très variées en intensité et en tonalité; mais elles sont très reconnaissables. On peut, seulement au début, les confondre avec celles des *Coua coquereli*, qui se répondent de loin en loin dans la forêt (Milon, Petter et Randrianasolo 1973), généralement entre 5 heures et 5 h 20, mais parfois aussi à la tombée de la nuit. Les cris de ces Oiseaux sont cependant plus brefs et se terminent de façon plus nette. On peut distinguer différentes sortes de vocalisations (Petter et Charles Dominique sous presse) que l'on peut définir par leurs conditions d'émission.

(*a*) *Cris de contact et de recherche du contact.*

Rien n'est connu sur le comportement de la mère et de son jeune qui doivent sans doute échanger des vocalisations. Le comportement sexuel est lui aussi inconnu, et il est possible qu'il soit accompagné de vocalisations particulières.

Au mois de mars, quand les femelles étaient encore accompagnées de leur jeune, elles émettaient de temps en temps un cri tremblé, composé apparemment par une parabole assez aiguë se répétant quatre ou cinq fois. Il est possible que cette vocalisation ait un rôle dans les communications mère-jeune.

(*b*) *Cris de liaisons sonores.*

Chez les Phaners, toute excitation se traduit par une vocalisation d'intensité et de forme variable selon un gradient.

Déplacement. — Dès qu'il commence à se déplacer, *Phaner furcifer* émet régulièrement toutes les 2 à 5 secondes un léger « hon » qui permet au mâle et à la femelle de rester en liaison quand ils se déplacent ensemble. Ce léger cri est émis de façon automatique, que l'animal soit seul ou avec son partenaire.

Duos. — Régulièrement, l'un des partenaires intensifie ses « hon » qui se transforment en « tia » de plus en plus puissants. Mâle et femelle échangent des « tia » en duo, ce duo pouvant déclencher d'autres duos dans les territoires voisins. Le « tia », en début d'excitation, apparaît comme une parabole assez aplatie, avec de

Source : MNHN, Paris

nombreuses harmoniques. Au fur et à mesure que l'animal s'excite, les « tia » s'intensifient, se répètent de façon de plus en plus rapprochée, la parabole s'élève, et les harmoniques disparaissent (fig. 48).

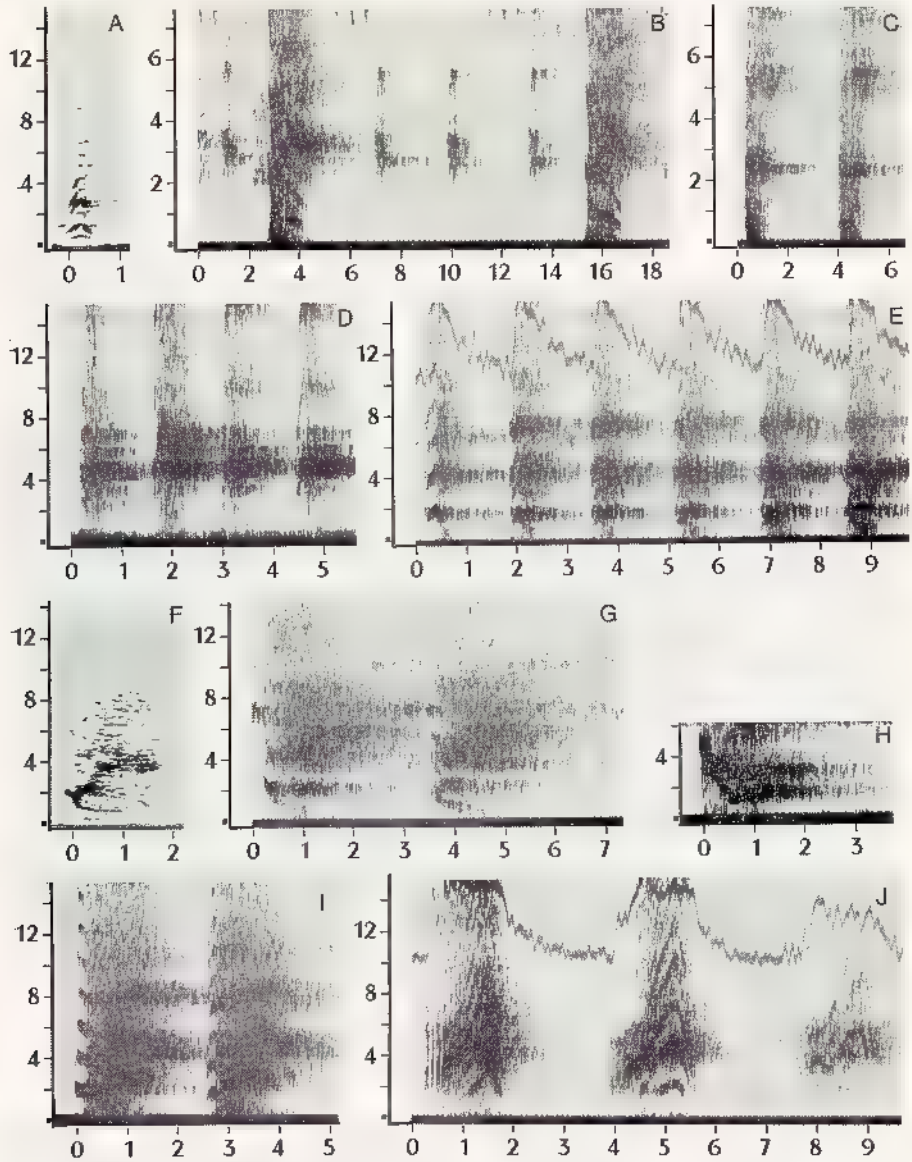


Fig. 48, *Phaner furcifer.*

A : *Phaner* de Morondava. Premier cri discret préludant à une série en duo (16 000 *Wide* V.n.)
B : *Phaner* de Morondava. Duo. L'un des individus émet des cris aigus « Tic-tic-tic » et à fréquence rapide; l'autre émet à rythme plus lent des cris forts et plus graves qui couvrent les premiers (8 000 *Wide* V.n.).

Source : MNHN, Paris

Lorsque le mâle et la femelle sont séparés et que l'un des deux émet des « tia », c'est toujours le partenaire qui répond; il semblerait donc que ce cri permette l'identification de l'émetteur.

Lors des confrontations territoriales, c'est toujours un « tia » qui est émis, avec de temps en temps des cris de mâle. Au paroxisme de l'excitation, les « tia » se répètent toutes les secondes; l'un des animaux crie plus fort que l'autre avec des séries plus longues et des cris plus rapprochés, plus secs, et plus aigus. Les animaux peuvent se poursuivre d'arbre en arbre, à 50 cm l'un de l'autre. Parfois même, une courte bataille a lieu, accompagnée de séries de petits cris aigus très rapprochés, sorte de « Csi-csi-csi-csi-csi » d'intensité décroissante tandis qu'un individu se laisse souvent tomber pour fuir dans les buissons. A l'analyse sonographique, ces « tia » apparaissent comme des bruits blancs renforcés à quelques niveaux.

Cri du mâle. — Durant la nuit, mais surtout au réveil, les mâles poussent un cri dérivé du « tia », en plus grave et plus puissant. Ce cri est émis normalement par une ou deux unités et les différents mâles des alentours se répondent mutuellement. Parfois, quand une femelle émet des « tia » le mâle lui répond par des cris similaires, mais aussi par un cri de mâle qui peut déclencher d'autres cris identiques chez les mâles environnants. A l'analyse sonographique, ce cri du mâle est représenté par la partie descendante d'une parabole et quelques harmoniques. Nous avons pu vérifier expérimentalement que ce cri avait un rôle territorial.

(c) *Cris d'alarme.* — Chez cette espèce, les cris d'alarme ne sont qu'une amplification des signaux de liaisons sonores qui deviennent plus nets et plus puissants.

Il nous a en effet semblé que les cris répétés à intervalles égaux et émis de façon prolongée étaient généralement poussés par un animal dérangé. Ils étaient assez souvent déclenchés par notre présence, et suivaient alors une série de « kia » puissants et saccadés. Le 1er novembre 1970, par exemple, vers 23 heures, un *Phaner* a crié ainsi pendant 18 minutes. L'animal était agrippé sur un tronc oblique à 3 m de haut, la tête constamment tournée dans notre direction. Après 10 mn de cris ininterrompus, il est remonté sur une fourche à quelques mètres plus haut et s'est remis à crier pendant 8 minutes.

C : *Phaner* de Morondava. Cris d'une longue série (« litanie ») correspondant à une alarme légère ou moyenne (8 000 *Wide* V.n.).

D : *Phaner* de la Montagne d'Ambre. Série de cris puissants émis lorsqu'on essaye de prendre l'animal et correspondant à une situation de refus de contact (16 000 *Wide* V.n.).

E : *Phaner* de Morondava. Cris puissants émis en séries (de 5 ou 6 cris) rapprochés, à signification probablement territoriale (16 000 *Wide* V.n.).

F : Cri du mâle (16 000 *Narrow* V.n.).

G : Même cri étudié avec un autre type de filtre (16 000 *Wide* V.n.). Les cris de mâle sont puissants et présentent une attaque caractéristique à fréquence descendante. Ils sont généralement émis par séries de 2 ou 3).

H : Cri du *Coua coquereli* dont la structure ressemble beaucoup à celle des *Phaner* à tel point que ces deux signaux sont souvent confondus (16 000 *Wide* V.n.).

I : *Phaner* de Morondava. « Kia » très puissant et grave correspondant probablement à une alarme forte (16 000 *Wide* V.n.).

J : Série de cris aigus de détresse d'un *Phaner* que l'on saisit à la main (16 000 *Wide* V.n.).

Source : MNHN, Paris

Ces cris de *Phaner* peuvent avoir une intensité et une tonalité plus ou moins haute. Ils peuvent être répétés rapidement en rafales ou parfois émis régulièrement pendant très longtemps (nous en avons compté une fois 1 600 à la suite).

(*d*) *Cris de refus de contact.* — Lors des confrontations agressives, ou bien lorsqu'il est acculé dans son nid et qu'on veut le saisir, un *Phaner* émet des cris saccadés cités plus haut à propos des duos se terminant en contestations territoriales, puis, à un degré d'excitation plus intense, des grognements à deux tons semblables à ceux des *Lorisidae* et des *Cheirogaleidae*.

(*e*) *Cris de détresse.* — Sous l'effet de la douleur ou d'une forte émotion (animal saisi brutalement), le *Phaner* émet un cri plaintif montant, semblable aux cris de détresse des *Lorisidae* et des *Cheirogaleidae*. Les congénères répondent à ce cri par de nombreux « tia ».

B - *Signaux olfactifs.*

— Comme chez *Microcebus*, le scrotum de *Phaner* est généralement recouvert de poils et les glandes cutanées scrotales sont assez peu développées.

— Les *Phaner* possèdent par contre une large zone glandulaire située sous le cou (fig. 39 et 49) (Rumpler et Andriamiandra 1971). Cette zone nue et ronde, d'un diamètre pouvant dépasser un centimètre, est souvent bien visible à la lumière d'une lampe électrique, et peut aider à distinguer les sexes *in natura*. Elle est en effet plus développée chez le mâle.

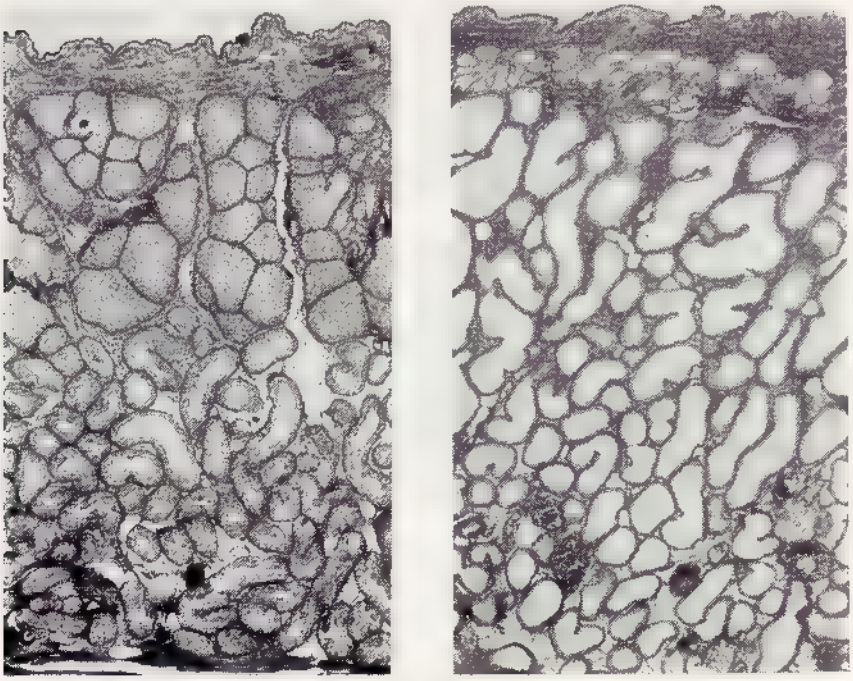


Fig. 49, *Phaner furcifer* — Glande de marquage du cou.

Source : MNHN, Paris

Son rôle dans le comportement de marquage était prévisible. Effectivement, nos observations nocturnes nous ont très souvent permis d'observer un animal, cou et tête allongés, plaqué sur une branche et occupé à lécher des écorces. Il n'est pas exclu que dans cette attitude, il effectue simultanément, la position étant très propice, des marquages de la zone léchée. Dans quelques occasions nous avons observé dans la nature avec certitude un *Phaner* en train de frotter son cou sur un tronc : dans un cas, le marquage a été effectué après la poursuite très animée d'un congénère, accompagnée de vifs échanges vocaux. Le poursuivant, alors que sa « victime » s'était laissé tomber dans les buissons, frotta sa glande d'avant en arrière pendant plusieurs secondes et à plusieurs reprises sur un tronc un peu incliné. L'animal, situé à environ 3 m de haut et tourné en direction du sol, avait les quatre pattes écartées, la tête allongée et toute sa partie ventrale semblait frotter l'écorce.

Dans une autre occasion (A.T.P. 1977) nous avons vu un animal poursuivi d'arbre en arbre par un autre, avec des séries de grognements aigus, depuis une cinquantaine de mètres, sauter sur le tronc vertical d'un Baobab et profiter d'un moment d'avance pour marquer avec soin, en y frottant le cou, une zone plus sombre de l'écorce. L'arrivée de l'autre le fit sauter plus loin et la poursuite bruyante continua.

A plusieurs reprises, nous avons supposé un marquage rapide d'un congénère, probablement une femelle, par frottement de cette zone glandulaire sur son dos.

Les *Phaner* ne semblent pas effectuer de marquages urinaires ni par dépôt de fèces.

C - *Signaux visuels.* — Comme la rapidité des sauts et déplacements le suggèrent, le *Phaner*, au même titre que les *Cheirogaleinae*, possède une très bonne vision nocturne. Son œil a fait l'objet d'études anatomiques particulières (Pariente 1976). Comme celui des autres Lémuriens nocturnes, il doit ses excellentes performances à la présence d'une membrane réfléchissante doublant la rétine *(tapetum lucidum)*, qui permet une double traversée des photo-récepteurs et une amplification de sensibilité à certaines longueurs d'onde par fluorescence de la ruboflavine qui le constitue.

Des expériences, faites en laboratoire par conditionnement opérant, ont montré une très faible sensibilité de sa vision dans le rouge mais par contre une grande sensibilité aux faibles longueurs d'onde. Selon Pariente, les phases de la lune, les passages des constellations et les variations de la densité de la végétation ou de la couverture nuageuse ont une influence globale limitée et la faible luminosité de certaines nuits en forêt est toujours très suffisante pour permettre aux animaux des possibilités de reconnaissance individuelle mais aussi des déplacements avec des sauts très précis.

Chez cet animal, la reconnaissance des formes et les signaux contrastés ont probablement plus d'importance que pour les *Cheirogaleinae*. Les marques sombres qui ornent sa tête et la ligne qui longe son dos ont certainement un rôle pour la reconnaissance individuelle.

Il semble que *Phaner* se dirige surtout à vue au cours de ses déplacements, tant sa course et ses bonds sont rapides. Une expérience réalisée en coupant un arbre correspondant à un lieu de nourriture très fréquenté a permis de voir, dès la nuit tombée, arriver successivement, à 5 mn d'intervalle, deux animaux qui,

Source : MNHN, Paris

sautant très rapidement et courant sur les branches, parurent complètement désorientés en ne retrouvant pas leur arbre familier. Ils restèrent au moins une minute immobiles, à regarder dans la direction de l'endroit où ils avaient l'habitude de sauter et s'éloignèrent lentement; le premier revint même deux fois en arrière pour effectuer une nouvelle recherche avant de continuer sa route vers les autres stations.

7) Vie sociale.

Domaine vital. — Dans l'Ouest, à la fin de la saison sèche, alors que les arbres sont tous plus ou moins nus, il est facile d'observer (Petter, Schilling et Pariente 1970) à la sortie de leur abri les animaux qui, visiblement affamés, se précipitent vers les principaux lieux d'alimentation, suivant un même itinéraire ou avec seulement de légères variantes.

En observant les animaux avec des jumelles solidaires de lampes électriques, il fut possible de repérer ainsi, dans toute la zone étudiée, un grand nombre d'arbres où les animaux venaient tour à tour chercher leur nourriture.

Le domaine vital des *Phaner* les mieux suivis et observés s'étendait sur environ un hectare, mais dans cette zone évoluaient au même moment une dizaine d'individus, sans que nous ayons pu nettement distinguer les régions défendues. Une même zone est donc exploitée par plusieurs *Phaner*. A l'intérieur de cette zone il y aurait plusieurs territoires de femelles et de mâles avec des lieux de confluence, un même arbre pouvant être visité par plusieurs animaux successifs où, semble-t-il, les animaux se réunissent régulièrement pour des affrontements sonores.

Quand les animaux ont très faim et qu'ils sont très occupés à visiter tous les dépôts de gomme connus, il est possible de voir deux ou trois animaux mangeant dans un même arbre sans que des cris soient émis.

Les observations sont encore insuffisantes pour permettre de préciser si les nombreux cris, souvent suivis de poursuite et même de brefs combats en certains endroits, représentent des luttes entre mâles voisins qui cherchent à élargir leur « territoire ». Au mois de novembre, les batailles sont fréquentes, leurs traces sont souvent visibles et plusieurs animaux capturés présentaient de larges déchirures aux oreilles.

Densité de population. — En raison des causes d'erreurs nombreuses, l'observation visuelle ne peut pas être le seul moyen utilisé pour l'évaluation de la densité d'un animal si actif. Elle ne peut avoir de valeur qu'à partir de 21 heures, lorsque les animaux se déplacent peu. Aussi nous avons essayé, au cours d'une étude au Nord de Morondava (Petter, Schilling et Pariente 1970) de localiser les individus par le repérage de leurs cris (triangulation par trois personnes correctement disposées). Au début de la nuit, les animaux réagissent par des cris à des bruits d'écorce écrasée, à des sifflements ou bruits divers ou à l'émission de leurs cris enregistrés au magnétophone. Ainsi, nous avons pu approximativement localiser et dénombrer les animaux, puis confronter ces résultats avec ceux de l'observation directe.

Dans une zone de 2 ha, nous avons ainsi compté 17 *Phaner*, 2 *Lepilemur* et 1 *Microcebus coquereli*, ce qui équivaut à des densités d'environ 850 *Phaner*, 100 *Lepilemur*, et 50 *Microcebus coquereli* au kilomètre carré (fig. 50).

Malgré les difficultés du comptage direct, nous avons parcouru en outre pendant une semaine, chaque nuit et à des heures différentes, le lit du petit bras de rivière

Source : MNHN, Paris

asséchée qui longeait notre terrain de travail principal. La position de chaque animal, vu ou entendu seulement, a été notée avec le maximum de précision. La figure 51 représente schématiquement les types de végétation de cette zone et la répartition spatio-temporelle de l'ensemble des *Phaner* et des Microcèbes de Coquerel comptés de part et d'autre de cette rivière.

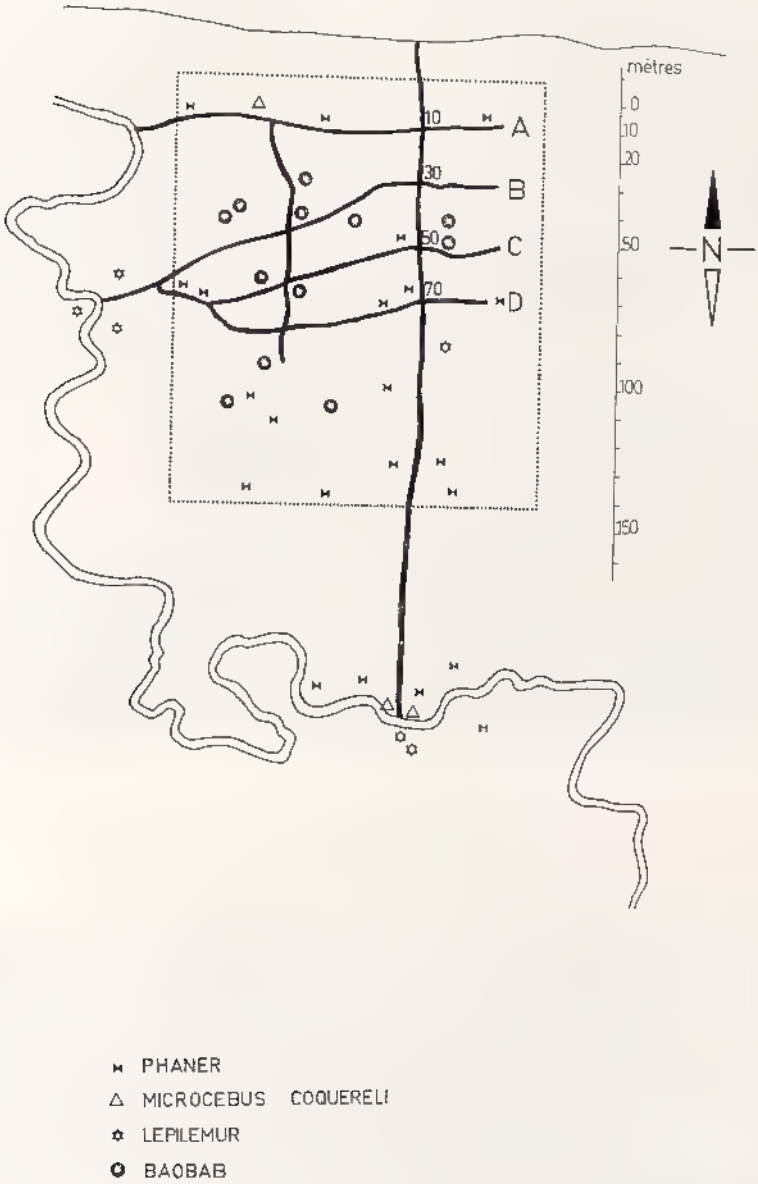
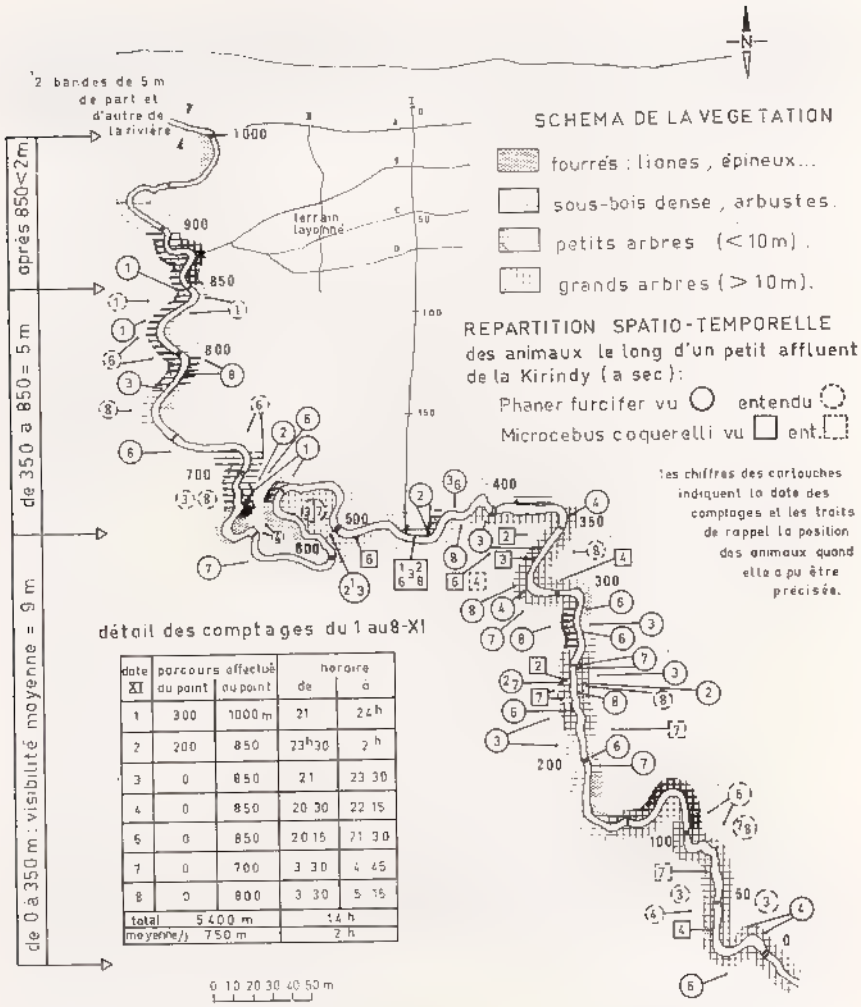


Fig. 50, localisation des *Phaner furcifer*, des *Microcebus coquereli* et des *Lepilemur ruficaudatus* sur 2 ha de forêt au Nord de Morondava.

Source : MNHN, Paris



date XI	parcours effectué du point	au point	horaire de	à
1	300	1000 m	21	24 h
2	200	850	23h30	2 h
3	0	850	21	23 30
4	0	850	20 30	22 15
5	0	850	20 15	21 30
7	0	700	3 30	4 45
8	0	800	3 30	5 15
total	5 400 m		14 h	
moyenne/j	750 m		2 h	

Fig. 51, répartition spatio-temporelle des *Phaner furcifer* et des *Microcebus coquereli* le long d'un petit affluent de la Kirindy dans l'Ouest de Madagascar.

Comme nous l'avons signalé, les comptages effectués sur des distances identiques mais à des heures différentes, donnent des résultats assez constants après 22 heures. Par contre, le nombre des animaux observés dépend assez étroitement du biotope et on remarque la chute importante du nombre des animaux observés (*Lepilemur* inclus) au-delà de 5 m de chaque côté de la rivière. Sur les rives de celle-ci la visibilité moyenne (liée à la possibilité de pénétration de la lumière des lampes frontales) passe de 9 à 5 m quand on quitte la forêt haute, relativement claire, pour celle plus dense, formée d'arbres de moindre taille; mais même à l'intérieur de la zone des grands arbres on note une baisse très nette des observations au-delà de 5 m. C'est pourquoi il n'a été tenu compte que des animaux vus et identifiés sur une profondeur de 5 m de part et d'autre de cette rivière.

Source : MNHN, Paris

En définitive, pour les deux rives, le dénombrement effectué sur une bande de 10 m de large et 750 m de long, donne des densités suivantes rapportées au kilomètre carré : *Phaner furcifer* : 680/km²; *Microcebus coquereli* : 210/km² et *Lepilemur mustelinus* : 250/km².

Ces valeurs sont probablement légèrement inférieures à la réalité car, même en tenant compte d'un probable « effet de lisière », un certain nombre d'animaux n'ont pas été repérés entre 2,5 et 5 m.

Une évaluation identique a été effectuée dans le milieu tout différent d'une forêt-galerie située à 200 km au Sud, sur un affluent Nord du Mangoky, à 12 km de Vondrove et une cinquantaine de kilomètres de la mer. Les comptages pratiqués selon la même méthode au cours de quatre nuits (Schilling comm. pers.) ont porté sur une surface totale de 6,8 hectares. Il n'a été repéré qu'un seul *Microcebus coquereli*. La densité moyenne de *Lepilemur* observés était à peu près la même qu'à Analabe (260 animaux au kilomètre carré). Celle des *Phaner* s'est révélée légèrement inférieure (550 au kilomètre carré), mais la pénétration du faisceau des lampes dans la forêt-galerie étant bien moindre, il est certain que les chiffres obtenus sont inférieurs à la réalité.

Il apparaît clairement, en rapportant ces évaluations aux différents types forestiers, que les *Lepilemur* préfèrent la forêt primitive, alors qu'on trouve plus de *Phaner* dans les zones de forêt secondaire. Il nous a semblé toutefois que les *Phaner* n'occupent pas les zones dépourvues d'une voûte forestière continue. D'une façon générale, on peut aussi considérer que les *Microcebus coquereli* paraissent plus abondants en bordure des rivières, même si ces dernières sont à sec.

Il est enfin remarquable que là où *Phaner* et *Lepilemur* cohabitent, la densité de la population des seconds est très inférieure (260 au kilomètre carré) à celle qu'elle peut atteindre (300 et 800 au kilomètre carré) par exemple dans la forêt-galerie bordant la Mandrare à Berenty dans l'extrême Sud de Madagascar, lorsque les *Lepilemur* ne vivent qu'en compagnie de *Cheirogaleus* ou de *Microcebus murinus* sans que des *Phaner* soient présents (Charles Dominique et Hladik 1971).

FAMILLE DES LEMURIDAE

Caractères généraux. — Les *Lemuridae* ont une taille (tête et corps) supérieure à 25 cm, une queue dépassant l'extrémité des pattes postérieures au maximum de la moitié de sa longueur; ils courent et sautent dans les branches en gardant le corps horizontal. Ils ont une paire de mamelles pectorales, à l'exception du genre *Varecia* qui en possède trois. Les naissances ont lieu de septembre à janvier et il n'y a le plus souvent qu'un seul jeune, rarement deux, sauf pour le genre *Varecia* où les naissances de deux jeunes sont les plus fréquentes.

Ils existent dans presque toutes les forêts de Madagascar.

Ce sont des animaux diurnes ou crépusculaires qui vivent en groupes. Les *Lemuridae* comprennent trois genres assez différents : *Lemur*, *Hapalemur*, *Varecia*.

Un quatrième genre, *Lepilemur*, faisait classiquement partie de cette famille, mais il existe de telles différences entre le groupe des trois genres précédents et les

Source : MNHN, Paris

Lepilemur, que nous pensons préférable d'isoler ces derniers dans une famille spéciale, les *Lepilemuridae*.

Les *Lemuridae* ont un régime très large, essentiellement constitué de fruits et de feuilles, s'adaptent très bien à la captivité et s'apprivoisent facilement.

Les *Lemur* sont les plus connus des Mammifères malgaches, car ce sont les plus fréquemment conservés en captivité.

Leur museau est allongé, les incisives supérieures sont très réduites, la première molaire est nettement plus petite que la seconde. Ils vivent le plus souvent dans les arbres et se groupent généralement en bandes de cinq ou six à une vingtaine d'individus. Le jeune, généralement unique, s'agrippe dès la naissance au pelage de sa mère.

Les *Hapalemur* ont une taille plus petite ou voisine de celle des *Lemur*, un pelage gris roussâtre plus ou moins teinté de vert et des oreilles arrondies et plus ou moins cachées dans la fourrure.

Leur museau est moins allongé que celui des *Lemur* et les incisives supérieures très réduites laissent un grand diastème central.

Ils courent et sautent avec grande agilité et fréquentent surtout les forêts riches en Bambous. Les groupes sont généralement composés de deux à cinq individus. Ils possèdent des glandes cutanées de « marquage » très développées. L'unique jeune ne reste pas agrippé au pelage de sa mère; il est déposé sur une fourche d'arbre pendant la période d'activité de cette dernière.

Les *Varecia* diffèrent des *Lemur* par plusieurs caractères importants. Leur taille est le double de celle des *Lemur*. Ce sont des animaux massifs, au crâne allongé, au pelage noir et blanc ou noir et roux, qui semblent lourds dans leur démarche mais sont cependant très agiles dans les branches. Ils vivent en petites bandes de deux à cinq individus et peuvent avoir deux ou trois jeunes par portée, qu'ils déposent généralement sur une fourche d'arbre pendant l'absence de la mère.

5. — Genre **LEMUR** Linné

Lemur Linné, 1758, Syst. nat., 10e édit., p. 29.

I. — Systématique

1) Généralités. — Le genre *Lemur* est nettement défini et, suivant Schwarz (1931) et Hill (1953), nous pensons que les genres *Prosimia* Brisson 1762, *Procebus*, Storr 1780, *Catta* Link 1806, *Maki* Muirhead 1819, *Mococo* Trouessart 1878 et *Eulemur* Haeckel 1895 sont à mettre en synonymie, ainsi qu'*Odorlemur* Bolwig 1962 (n. syn.).

Le nom de genre *Varecia* Gray 1863, donné à une grosse espèce aux caractères très originaux, doit cependant être conservé pour isoler cette dernière des vrais *Lemur*.

La systématique du genre *Lemur* a soulevé beaucoup de controverses, certaines formes ayant été décrites sur des exemplaires abîmés ou en ignorant les différences de coloration existant entre les sexes. Cette classification était, en fait, basée sur

Source : MNHN, Paris

la morphologie, quelques caractères crâniens, la couleur du pelage, la distribution géographique et l'éthoécologie. Les caractères tranchés manquant souvent, la distinction entre certaines formes était très délicate.

Il y a peu de temps encore, alors que la forêt était presque continue à Madagascar, il était possible de différencier dans l'Est et dans l'Ouest, du Nord au Sud, une série de sous-espèces en formation, différant les unes des autres par des caractères minimes et correspondant à des populations en partie isolées par des accidents du relief ou des cours d'eau.

Beaucoup de ces formes de transition ont probablement disparu, mais il en existe encore et l'inventaire de ces types n'est pas terminé.

Devant les difficultés de caractériser avec une précision suffisante les différentes formes de cette radiation évolutive, il nous a paru indispensable, surtout pour ce genre, de tenir compte d'autres données et plus particulièrement de celles apportées par la cytogénétique.

Les expériences d'hybridation et l'analyse des formules cytogénétiques (voir Introduction) nous incitent provisoirement, et contrairement à une opinion primitivement émise et basée sur des critères morphoécologiques, à distinguer six espèces (voir la classification générale dans l'Introduction), en ne considérant pas *L. macaco* et *L. fulvus* comme des sous-espèces, essentiellement par suite de l'impossibilité d'obtenir des F_1 fertiles par croisement entre les deux formes.

Tous ces Lémurs sont cependant de tailles très proches. Ce sont des Lémuriens communs dans la plupart des forêts. Leur taille est voisine de celle d'un chat (tête et corps : 50 cm; queue : 60 cm) et leur poids moyen est de 3 kg. Leur pelage est dense. Ils vivent en bandes pouvant atteindre une vingtaine d'individus. Ils courent et sautent avec agilité et ont une grande variété de grognements et de cris, dont certains aigus et puissants peuvent être poussés à l'unisson par tout un groupe quand on les dérange.

Il naît un ou, plus rarement, deux jeunes, de septembre à novembre. Le jeune s'agrippe dès la naissance au pelage de sa mère, restant accroché sur son ventre pendant tous ses déplacements.

Les *Lemur macaco* et *fulvus* sont représentés dans presque toutes les forêts de Madagascar par des sous-espèces morphologiquement très comparables, mais dont la fourrure présente des colorations différentes. Toutes ces formes montrent elles-mêmes un dichromatisme sexuel parfois très poussé.

2) Description des espèces.

Lemur macaco Linné

Lemur macaco Linné, 1766, Syst. nat., tome I, 12e édit., p. 34.

En nous basant sur des critères morphologiques, biogéographiques et de coloration, il nous paraît provisoirement valable de rapprocher de ce taxon le très rare *Lemur flavifrons* (Gray), bien qu'il n'ait pas encore été possible d'étudier sa formule génétique. Ce *Lemur* peut ainsi être considéré comme une sous-espèce de *L. macaco*, qui comprendrait ainsi deux sous-espèces :

Source : MNHN, Paris

Lemur macaco macaco Linné (fig. 52 et 53)

Synonymes : *niger* Schreber, 1775; *leucomystax* Bartlett, 1862.

Noms malgaches : Ankomba; komba (noms sakalava).

Noms étrangers : Lémur macaco; Black Lemur; Mohrenmaki.

Fig. 52, *Lemur macaco macaco* mâle « marquant » une branche en y frottant ses paumes.

Lemur macaco flavifrons (Gray)

Prosimia flavifrons Gray, 1867, *Proc. Zool. Soc. London*, 1867, p. 596, pl. XXXI (Madagascar).

Synonyme : *nigerrimus* Sclater, 1880.

Nom malgache : inconnu.

Noms étrangers : Lémur flavifrons; Sclater's Lemur.

Lemur m. macaco a un pelage entièrement noir ou brun noir chez le mâle, roux chez la femelle.

La tête présente des touffes de poils latérales noires chez le mâle, blanches chez la femelle. Le pelage est généralement bien coloré et brillant. Il devient terne et mat chez les animaux âgés et très souvent chez les animaux captifs.

Source : MNHN, Paris

Fig. 53, *Lemur macaco macaco* femelle.

Lemur m. flavifrons a un pelage entièrement noir pur chez le mâle, roux très pâle chez la femelle. Il n'y a pas de touffes latérales de poils sur la tête.

Lemur fulvus E. Geoffroy

Lemur fulvus E. Geoffroy, 1812, *Ann. Mus. Hist. nat. Paris*, XIX, p. 161.

Cette espèce comprend six sous-espèces :

Source : MNHN, Paris

Lemur fulvus fulvus E. Geoffroy (fig. 54)

Synonymes : *macromongoz* Lesson, 1840; *bruneus* van der Hoeven.
Noms malgaches : Varika; Varikozy.
Noms étrangers : Lémur brun; Brown Lemur, Fulvous Lemur; Brauenmaki.

Fig. 54, *Lemur fulvus fulvus* sur le sol. Posture dressée peu habituelle.

Source : MNHN, Paris

Cette sous-espèce comprend elle-même plusieurs formes au statut difficile à définir car, à part certaines nuances ou petits détails que nous précisons ci-dessous, elles se ressemblent et ont la même formule génétique.

Le dimorphisme sexuel est très discret chez cette forme, la femelle étant légèrement plus pâle. Le pelage est brun roux teinté de verdâtre au-dessus, plus clair en dessous. La tête est noire avec une large zone claire en arrière de chaque œil.

Il n'y a pas de touffes de poils aux oreilles.

On peut remarquer une variation de la couleur qui s'éclaircit vers l'Ouest, ce qui permet de distinguer : une forme de l'Est (Périnet), au pelage épais (donnant l'impression d'une tête plus large), à la couleur plus sombre et avec des taches susorbitales peu nettes mais les oreilles plus claires, une forme de l'Ouest (Ankarafantsika), avec un pelage moins épais (donnant l'impression d'une tête plus fine) et avec des taches susorbitales assez nettes, et une forme intermédiaire (tampoketsa) presque disparue actuellement.

Lemur fulvus rufus Audebert (fig. 55)

Lemur rufus Audebert, 1800, Hist. nat. Singes : famille des Makis, 12, pl. 2. — Rode 1939 : 437, n° 129.

Synonyme : *rufifrons* Bennett, 1833.

Nom malgache : Varika.

Noms étrangers : Lémur à front roux; Red fronted Lemur; Rotstirnmaki.

Le pelage est gris-roux chez le mâle; roussâtre chez la femelle. Cette teinte générale rousse du pelage distingue nettement ce *Lemur* des autres formes. Le dessus de la tête est roux chez le mâle, gris clair chez la femelle. Le tour des yeux est blanchâtre. Les pieds et les mains sont roux vif.

Il n'y a pas de touffes de poils aux oreilles.

On peut remarquer d'assez fortes variations de la coloration du pelage au sein des populations, les individus pouvant être plus ou moins gris ou roux, suivant l'âge et la saison. Les individus de l'Est ont en outre un pelage nettement plus touffu et plus sombre mais, comme nous avons pu le constater chez des animaux captifs en France, la densité du pelage et la longueur des poils des animaux provenant de l'Ouest augmente lorsqu'ils sont élevés dans un climat plus froid.

Lemur fulvus mayottensis Schlegel

Lemur mayottensis Schlegel, 1866, *Nederl. Tijdschr. Dierk.*, III, p. 76.

Noms étrangers : Lémur de Mayotte; Mayotte Lemur; Mayotte Maki.

Ce *Lemur* semble intermédiaire entre les *L. f. fulvus* et les *L. f. rufus*. Il représente peut-être le résultat de croisements multiples entre ces deux formes probablement importées de Madagascar à de nombreuses occasions.

Le corps est brun-roux clair. Le mâle a le sommet de la tête brun-noir, des taches roux clair au-dessus des yeux et des touffes latérales de même couleur. La femelle a le sommet de la tête gris-roux, des taches gris clair au-dessus des yeux et ne possède pas de touffes latérales.

Source : MNHN, Paris

Fig. 55, *Lemur fulvus rufus.*

Lemur fulvus albifrons E. Geoffroy (fig. 56)

Lemur albifrons E. Geoffroy, 1796, *Magazin encyclop.*, 1, p. 20.
Synonyme : *frederici* Lesson, 1840.
Nom malgache : Varika.
Noms étrangers : Lémur à front blanc; White-Fronted Lemur; Weisskopfmaki.

Source : MNHN, Paris

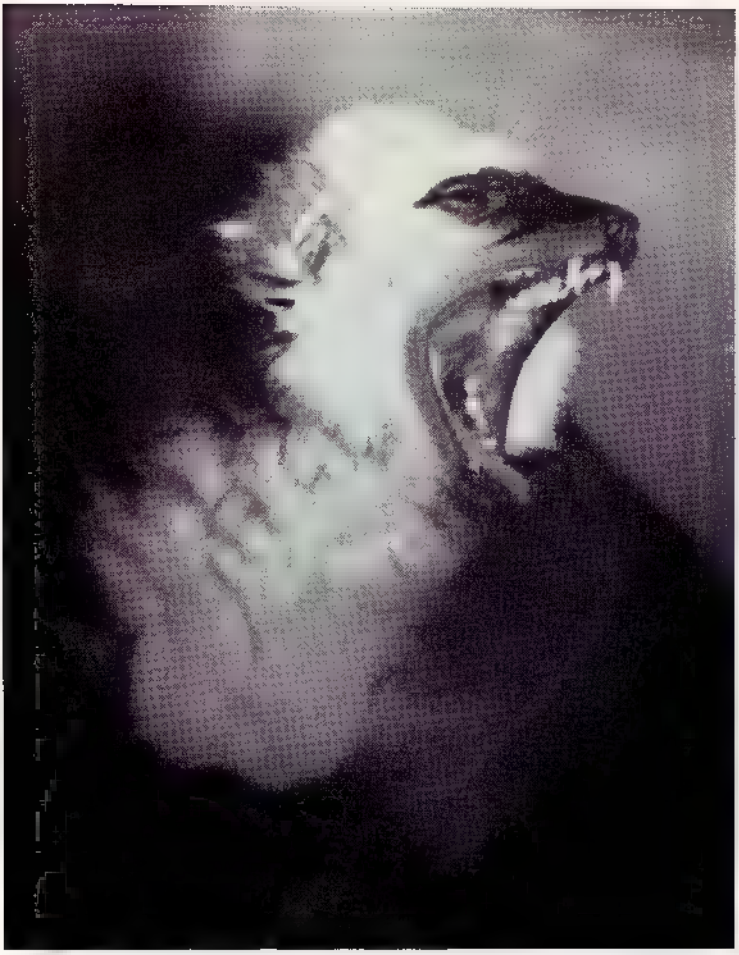


Fig. 56, *Lemur fulvus albifrons* mâle. Ses canines puissantes peuvent occasionner de graves blessures.

Le pelage est brun olive foncé sur le dessus, plus clair en dessous. Le mâle a la tête et le cou blanc. La femelle a la tête grise, ce qui la fait ressembler à la femelle de *L. f. sanfordi*. La queue est brun noir avec l'extrémité noire.

Certains mâles ont des touffes de poils latérales de la tête blanc pur; chez d'autres, elles sont gris beige, mais on peut rencontrer de grandes différences dans la même localité (Maroantsetra).

L'étendue de la calotte blanche et les touffes de poils sont variables par leur importance et leur couleur suivant la localité. Elles diminuent d'importance vers le Sud de l'aire de répartition et deviennent plus fauves.

Source : MNHN, Paris

Lemur fulvus sanfordi Archbold (fig. 57)

Lemur sanfordi Archbold, 1932, *Americ. Mus. Novit.*, n° 518, p. 1 (Montagne d'Ambre).

Nom malgache : Varika.

Noms étrangers : Lémur de Sanford; Sanford's Lemur; Sanfordmaki.

Fig. 57, *Lemur fulvus sanfordi* (femelle et mâle).

Chez le mâle, le pelage est gris-brun foncé au-dessus, le ventre blanchâtre et la queue de la même couleur que le dos.

La femelle est entièrement grise avec l'extrémité de la queue plus sombre; elle peut être confondue avec celle de *L. f. albifrons.*

La tête, plus claire, présente des touffes de poils latérales blanches chez le mâle, non chez la femelle.

Lemur fulvus collaris E. Geoffroy

Lemur collaris E. Geoffroy, 1812, *Ann. Mus. Hist. nat. Paris*, XIX, p. 161. — Rode, 1939 : 437, n° 128.

Synonymes : *melanocephalus* Gray, 1863; *xanthomystax* Gray, 1863.

Nom malgache : Varika.

Noms étrangers : Maki à fraise, Lémur à collier; Collared Lemur; Schwarzkopfmaki.

Source : MNHN, Paris

Le pelage est brun foncé sur le dessus, plus clair au-dessous. Une ligne brun plus sombre marque souvent le milieu du dos. Le dessus de la tête est noir chez le mâle, gris chez la femelle.

Le mâle a la gorge et les joues roux clair, avec des touffes latérales de même couleur chez le mâle, nettement moins développées chez la femelle.

Chez la femelle, on remarque une tendance rousse du pelage qui la distingue de la femelle *L. f. albifrons*. Elle a aussi la tête plus claire.

La queue est brun foncé chez le mâle, plus rousse chez la femelle.

Lemur fulvus albocollaris Rumpler (fig. 58)

Lemur fulvus albocollaris Rumpler, 1972, 57e Congr. Assoc. Anatom., Lisbonne, mars 1972, p. 26.

Nom malgache : Varika.

Nom étranger : Lémur à barbe blanche.

Fig. 58, *Lemur fulvus albocollaris* (posture agressive).

Source : MNHN, Paris

Ce *Lemur*, très semblable à *L. f. collaris*, s'en distingue par la couleur blanche des touffes latérales de sa tête et par sa formule génétique (voir plus loin).

Lemur mongoz Linné (fig. 59)

Lemur mongoz Linné, 1766, Syst. Nat., tome I, 12e édit., p. 44.

Synonymes : *nigrifrons* E. Geoffroy, 1812; *albimanus* E. Geoffroy, 1812; *anjouanensis* E. Geoffroy, 1812; *mongous* Muirhead, 1819; *micromongoz* Lesson, 1840; *bugi* Lesson, 1840; *brissonii* Lesson, 1840; *ocularis* Lesson, 1840; *noussardii* Boitard, 1842; *cuvieri* Fitzinger, 1870; *brissonianus* Gray, 1870; *johannae* Trouessart, 1904; *mongos* Elliot, 1907.

Nom malgache : Gidro.

Noms étrangers : Lémur mongoz; Mongous Lemur; Mongozmaki.

Fig. 59, *Lemur mongoz* femelle avec son jeune agrippé transversalement sur son ventre

Source : MNHN, Paris

Cette espèce comprend des animaux assez voisins des autres Lémurs par la forme du corps. Ils en diffèrent cependant assez nettement par leur taille sensiblement plus faible et leur écologie.

On peut les différencier aussi des autres espèces par un caractère du crâne : celui-ci, en plus de sa taille plus faible, ne présente en effet pas de sinus présphénoïde.

Comme la plupart des autres Lémurs, ils montrent un dichromatisme sexuel très net. Le pelage est, dans son ensemble, gris-brun, plus sombre chez les mâles. Le mâle a la tête, le haut du cou et les joues rousses. La femelle a la tête grise et le cou, ainsi que les joues, blanc pur. Les mains et les pieds sont gris clair (teintés de roux chez le mâle).

On distingue une légère différence de coloration entre les femelles provenant de l'Ouest de Madagascar et celles venant d'Anjouan. Celles-ci se reconnaissent généralement à la couleur de leur calotte gris sombre qui tranche nettement avec le front, tandis que la transition est peu visible chez la forme de Madagascar.

Le dichromatisme sexuel n'est pas une règle absolue chez cette espèce. A Madagascar, Schwartz (1931) et Paulian (1955) ont signalé l'existence de mâles de la même couleur que les femelles. Ce fait nous a été confirmé par Ursch (comm. pers.) et plus récemment par Tattersall (1975). Certains mâles ont un pelage très semblable à celui des femelles avec, cependant, un museau plus sombre et une coloration plus noire du sommet de la tête, de la queue et des extrémités.

Lemur coronatus Gray (fig. 60)

Lemur coronatus Gray, 1842, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, X, p. 257.

Synonyme : *chrysampyx* Scheurmans, 1848.

Noms malgaches : Gidro; Ankomba.

Noms étrangers : Lémur à couronne; Crowned Lemur; Kronenmaki.

Le museau est blanc comme chez *L. mongoz*. Le mâle a un pelage gris-brun foncé avec le dessus de la tête noir et le front ainsi que les joues roux. Chez la femelle, le pelage est gris clair avec une barre roux clair sur le front.

Lemur rubriventer I. Geoffroy (fig. 61)

Lemur rubriventer I. Geoffroy, 1850, *Compt. Rend. Acad. Sci.*, XXXI, p. 876. — Rode, 1939 : 436, n° 123 *a*.

Synonymes : *flaviventer* I. Geoffroy, 1850; *rufiventer* Gray, 1870; *rufipes* Gray, 1871.

Nom malgache : Bari maso (allusion à la tache blanche près des yeux : bari pour varika, maso = œil).

Noms étrangers : Lémur à ventre roux; Red-bellied Lemur; Rotbauchmaki.

La taille de ce *Lemur* est voisine de celle des *L. macaco* et *L. fulvus* et, comme la plupart de ces formes, il présente un dichromatisme sexuel. Le pelage est brun chocolat, la queue noire, le ventre brun clair. Le mâle possède une tache blanche au coin interne de l'œil et la femelle a le ventre presque blanc.

Source : MNHN, Paris

Fig. 60, *Lemur coronatus* femelle.

Les poils du museau sont foncés, les oreilles petites et cachées dans la fourrure. Nous n'avons pu déceler aucune variation dans la couleur du pelage des spécimens observés.

Bien que cette espèce soit assez voisine de *Lemur fulvus*, des caractères anatomiques, en plus de caractères cytogénétiques, l'en séparent cependant : le sinus palatin est, en effet, très développé, formant une grosse excroissance dans l'orbite.

Source : MNHN, Paris

Fig. 61, *Lemur rubriventer* femelle.

On rencontre ce *Lemur* dans les forêts humides de haute et moyenne altitude, par bandes composées le plus souvent de quatre à cinq individus, et il semble plus discret et généralement plus rare que les différentes formes de *L. fulvus* et *L. macaco*.

Lemur catta Linné (fig. 62)

Lemur catta Linné, 1758, Syst. nat., 10e édit., p. 30 (*Habitat in* Madagascar).
SYNONYME : *mococo* Muirhead, 1819.
NOMS MALGACHES : Maki; hira.
NOMS ÉTRANGERS : Maque, Maki, Maki mococo; Ring-tailed Lemur; Katta.

Source : MNHN, Paris

Fig. 62, *Lemur catta* femelle avec son jeune agrippé longitudinalement sur son ventre.

Les *Lemur catta* sont, au premier coup d'œil, reconnaissables des autres Lémurs grâce à leur pelage gris clair brillant, à leur face noire et blanche et leur queue annelée d'environ 14 anneaux noirs et blancs. Ce dernier caractère est, chez cette espèce, constant et bien net. On peut aussi trouver des queues plus ou moins annelées chez certains individus d'autres espèces, notamment chez *Lemur coronatus* ou chez des jeunes *Lemur fulvus* mais, bien que ce caractère soit généralement peu marqué, il est cependant intéressant de noter sa présence chez *L. coronatus* qui a, semble-t-il, une écologie un peu voisine.

On ne distingue pas de variation du pelage sur toute l'aire de répartition. Ce pelage, semblable pour le mâle et la femelle, est entièrement gris perle, teinté de brun sur le dos. Le ventre est plus clair. Le sommet de la tête, la zone entourant les yeux et le museau sont noirs tandis que le reste de la face et les oreilles sont blancs.

Source : MNHN, Paris

Le mâle a une tête un peu plus forte que celle de la femelle avec un museau plus carré et des épaules un peu plus larges. Il possède des glandes développées près des aisselles, une glande ainsi qu'un éperon corné sur l'avant-bras et un scrotum glabre à peau noire, souvent bien visible même de loin.

Les *Lemur catta* se distinguent aussi nettement des autres espèces de *Lemur* par leurs caractères crâniens (absence de sinus palatin et présphénoïde, grand foramen malaire), ainsi que par leurs caractères cytogénétiques, morphologiques et éthoécologiques. Les jeunes sont relativement plus précoces que ceux des autres espèces.

Comme les *Lemur fulvus* ou *macaco*, on les rencontre généralement par troupes de 10 à 20 individus, parfois plus mais ils sont essentiellement diurnes. Ils vivent dans les restes de forêts du Sud, mais aussi dans les zones rocheuses et découvertes plus ou moins dépourvues d'arbres. Cette adaptation à la vie sur le sol peut être mise en parallèle avec celle des Babouins chez les Singes.

Ils se nourrissent généralement de feuilles, de fleurs et de fruits comme les autres *Lemur*, mais semblent avoir normalement un régime plus varié. Leurs cris, composés surtout d'aboiements et de miaulements, sont très particuliers.

3) Cytogénétique.

L. macaco (fig. 63). — Chez cette espèce, le nombre de chromosomes est de 44, soit 42 autosomes et 2 gonosomes. Parmi les autosomes, il y a 5 paires de chromosomes médians, 4 paires de chromosomes submédians et 11 paires de chromosomes acrocentriques, dont une paire de grands acrocentriques et 10 paires de petits acrocentriques de taille régulièrement décroissante.

L. fulvus. — Chez cette espèce on trouve plusieurs caryotypes dérivant les uns des autres selon un mode robertsonien. On distingue ainsi 3 caryotypes différents :

L. f. fulvus (fig. 64), *L. f. rufus*, *L. f. albifrons*, *L. f. sanfordi*. — Les techniques utilisées n'ont pas permis de distinguer les uns des autres les caryotypes de ces différentes sous-espèces. Chez tous ces animaux, le nombre de chromosomes est égal à 60, soit 58 autosomes et 2 gonosomes. Parmi les autosomes, il y a 2 paires de chromosomes submédians, l'une de grande taille, l'autre de petite taille, et 37 paires de chromosomes acrocentriques de taille régulièrement décroissante. Le chromosome X est un acrocentrique de grande taille et Y un acrocentrique probablement punctiforme.

L. f. collaris (fig. 65). — Le nombre de chromosomes est de 52, soit 50 autosomes et 2 gonosomes. Parmi les autosomes, on trouve 3 paires de grands chromosomes médiocentriques, 3 paires de chromosomes submédians (une grande paire, une moyenne paire et une petite paire), et 19 paires de chromosomes acrocentriques de taille régulièrement décroissante. Le chromosome X est un chromosome acrocentrique de grande taille et Y est un acrocentrique probablement punctiforme.

Source : MNHN, Paris

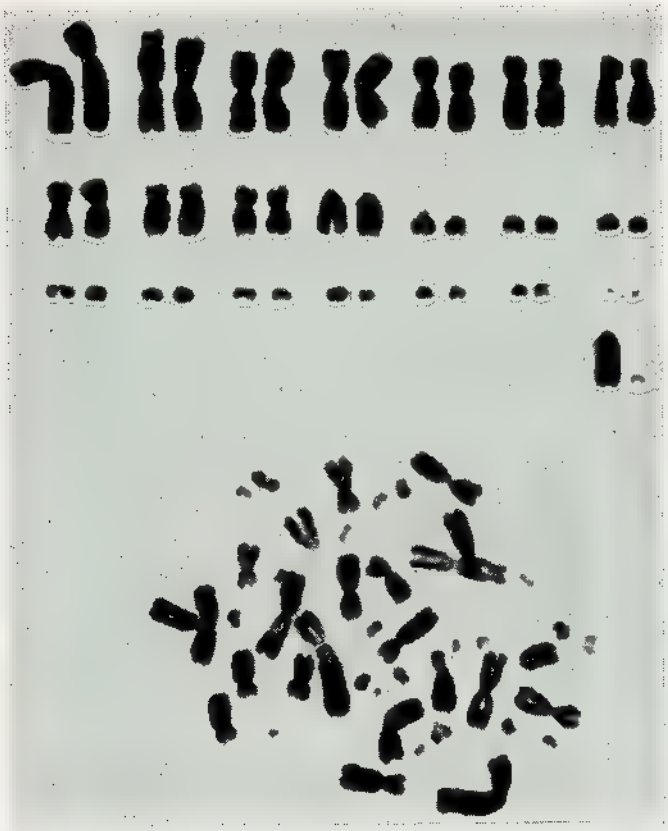


Fig. 63, chromosomes de *Lemur macaco macaco*.

L. f. albocollaris (fig. 66). — Le nombre de chromosomes est égal à 48, soit 46 autosomes et 2 gonosomes. Dans les autosomes, on trouve 4 paires de chromosomes médiocentriques, 4 paires de chromosomes submédians et 15 paires de chromosomes acrocentriques de taille régulièrement décroissante. Le chromosome X est un acrocentrique de grande taille, le chromosome Y probablement un chromosome acrocentrique punctiforme.

L. mongoz. — Le nombre de chromosomes est de 60 et son caryotype est semblable à celui du *L. f. fulvus* à 2N = 60.

L. coronatus (fig. 67). — Le nombre de chromosomes est de 46, soit 44 autosomes et 2 gonosomes. Parmi les autosomes, on trouve 3 paires de chromosomes médians, 6 paires de chromosomes submédians et 13 paires de chromosomes acrocentriques. Le chromosome X est un acrocentrique probablement de grande taille, le chromosome Y un acrocentrique probablement punctiforme.

L. rubriventer (fig. 68). — Le nombre de chromosomes est de 50, soit 48 autosomes et 2 gonosomes. Parmi les autosomes, on trouve 1 paire de chromosomes médians, 6 paires de chromosomes submédians et 17 paires de chromosomes acro-

Source : MNHN, Paris

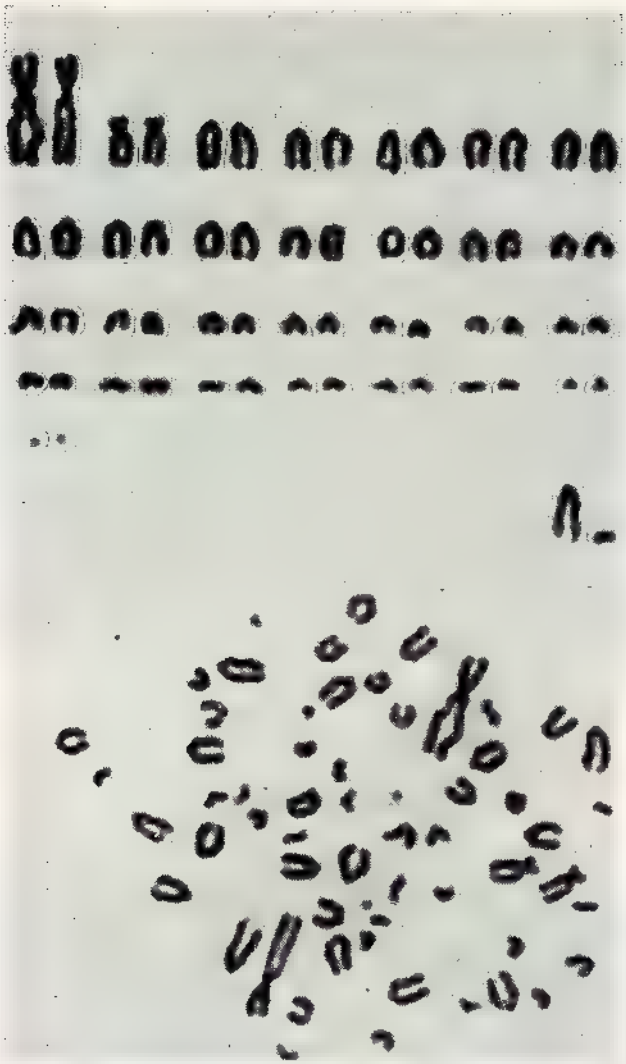


Fig. 64, chromosomes de *Lemur fulvus fulvus*.

centriques de taille régulièrement décroissante. Le chromosome X est probablement un chromosome acrocentrique de grande taille et le chromosome Y un acrocentrique punctiforme.

L. catta (fig. 69). — Le nombre de chromosomes est de 56, soit 54 autosomes et 2 gonosomes. Parmi les autosomes, on distingue 1 paire de chromosomes médians, 3 paires de chromosomes submédians et 23 paires de chromosomes acrocentriques de taille régulièrement décroissante. Le chromosome X est un chromosome médian de taille moyenne et Y un acrocentrique probablement punctiforme.

Source : MNHN, Paris

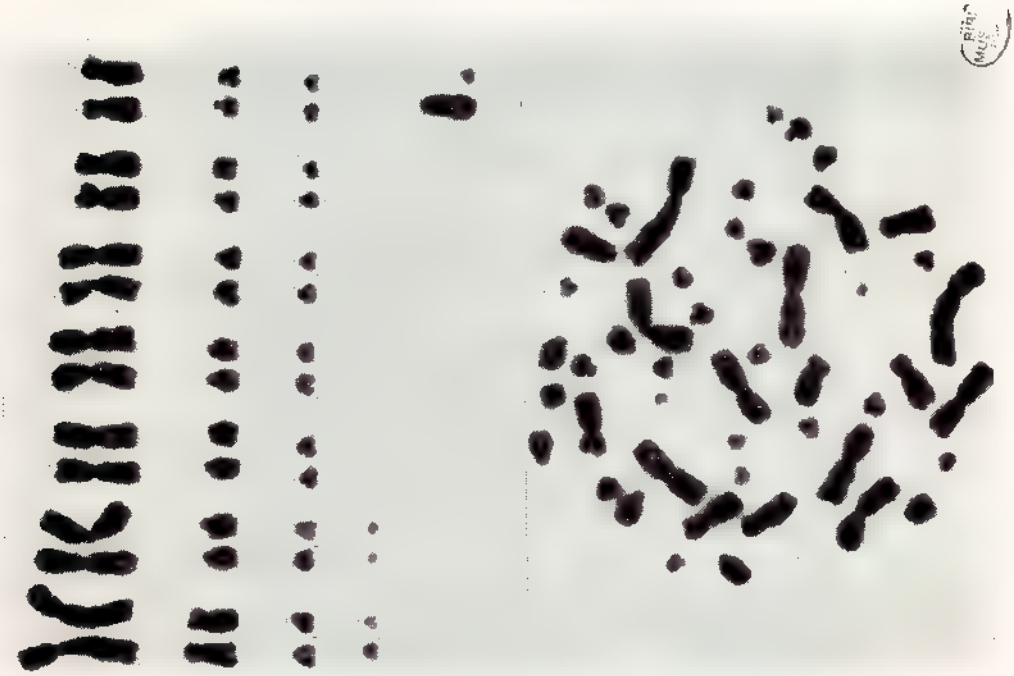


Fig. 66, chromosomes de *Lemur fulvus albocollaris*.

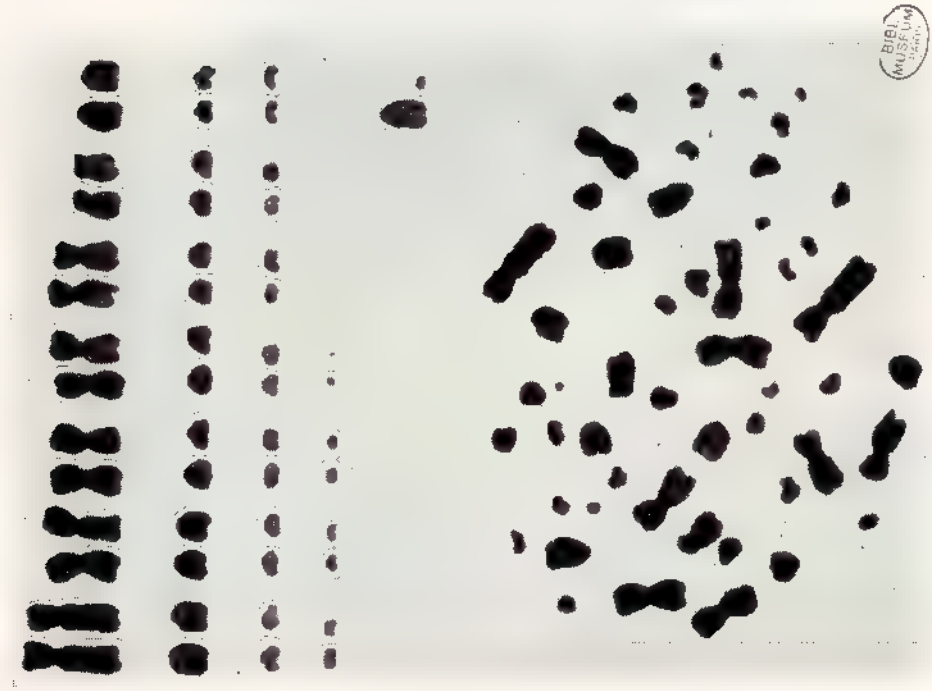


Fig. 65, chromosomes de *Lemur fulvus collaris*.

Source : MNHN, Paris

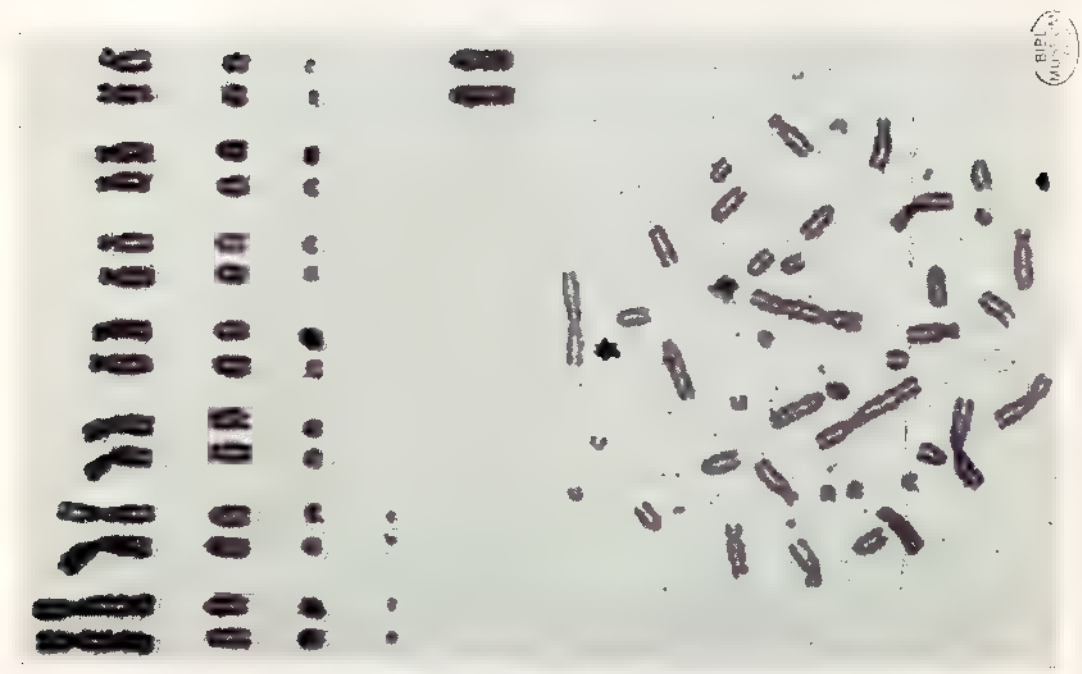


Fig. 68, chromosomes de *Lemur rubriventer*.

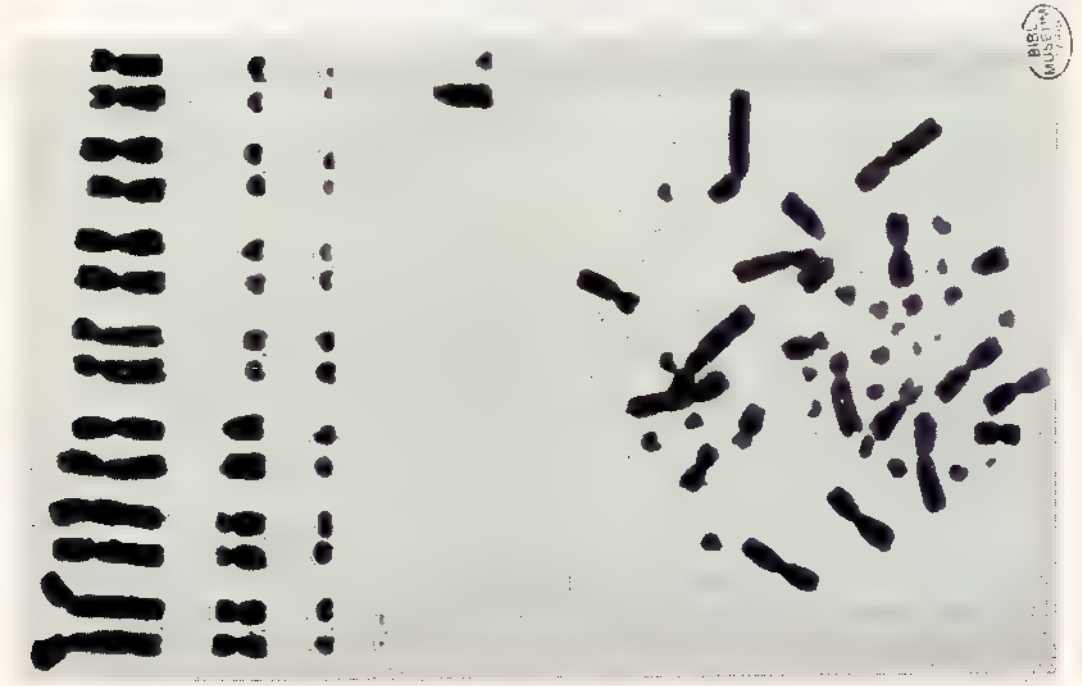


Fig. 67, chromosomes de *Lemur coronatus*.

Source : MNHN, Paris

Fig. 69, chromosomes de *Lemur catta*.

Comme on le voit, en considérant ces résultats, il est impossible de se fier aux seuls caractères cytogénétiques, du moins dans l'état actuel de ces études, pour clarifier la position systématique des espèces et sous-espèces de *Lemur*. Des formes très différentes *(L. f. fulvus* et *L. mongoz)* ont en effet, avec les techniques de coloration au giemsa, des nombres chromosomiques semblables et des formes très proches *(L. f. collaris*, *L. f. albocollaris* et *L. f. rufus)* ont des nombres dissemblables. Ces données sont cependant très utiles dans la plupart des cas et peuvent nous permettre, comme nous le verrons plus loin, de faire des hypothèses sur l'évolution du genre.

4) Discussion.

L. macaco et *L. fulvus*. — L'étude cytogénétique de *L. macaco* et des différentes sous-espèces de *L. fulvus* révèle l'existence d'une série robertsonienne dont les éléments dérivent les uns des autres par fusion centrique (Chu et Bender 1961; Rumpler et Albignac 1969). A l'origine de la série se trouvent les *L. f. fulvus*, *L. f. rufus*, *L. f. albifrons* et *L. f. sanfordi* (2N = 60, NF = 64) et à l'extrémité

Source : MNHN, Paris

L. m. macaco (2N = 44, NF = 64) tandis que les *L. f. collaris* (2N = 52, NF = 64) et *L. f. albocollaris* (2N = 48, NF = 64) en représentent des étapes intermédiaires. Le caryotype des hybrides issus de croisement de *L. m. macaco* (2N = 44) avec les différentes formes de *L. fulvus* (2N = 60, 2N = 52, 2N = 48) nous fournit un argument supplémentaire en faveur de cette théorie. En effet, aux chromosomes médiocentriques non appariés provenant de *L. m. macaco* correspondent chaque fois un nombre double de chromosomes acrocentriques provenant de formes de *L. fulvus* à caryotype moins évolué (Rumpler et Albignac 1969 et 1970).

Par exemple, le croisement de *Lemur m. macaco* (2N = 44) avec *Lemur f. fulvus* (2N = 60) aboutit à un hybride à 2N = 52. *Lemur m. macaco* produit des gamètes à formule haploïde à N = 22 et *Lemur f. fulvus* des gamètes à formule haploïde à N = 30. La fusion de ces deux gamètes produit un hybride dont le nombre de chromosomes est égal à 30 + 22 = 52. Dans le caryotype de l'hybride, seuls les chromosomes communs à *L. f. fulvus* et à *L. m. macaco* peuvent former des paires de chromosomes homologues.

On observe ainsi chez l'hybride 2 paires de chromosomes télocentriques et 11 paires de chromosomes acrocentriques, en plus des chromosomes médiocentriques, télocentriques et acrocentriques isolés. En juxtaposant deux à deux par leur centromère, les 16 chromosomes acrocentriques non appariés provenant de *L. f. fulvus*, on obtient les 8 chromosomes médians et télocentriques non appariés provenant du *L. m. macaco*.

Comme nous l'avons mentionné plus haut, nous sommes probablement en présence d'une spéciation encore en cours dans le groupe des *Lemur fulvus*.

De nombreuses expériences de croisements entre sous-espèces de *Lemur fulvus* sont signalées dans la littérature. Gray (1954), qui a fait un relevé des hybrides nés dans les jardins zoologiques, mentionne notamment plusieurs hybrides entre « *Lemur macaco* » et différentes sous-espèces de « *Lemur fulvus* ». L'incertitude sur la précision des déterminations rend cependant ces données peu utilisables.

Des expériences avec des déterminations précises ont été réalisées plus récemment (Albignac, Rumpler et Petter 1971 ; Buettner Janush 1973) et permettent des déductions intéressantes. Une cinquantaine de croisements réalisés récemment, surtout à Tananarive mais aussi à Brunoy et à Ason (Saint-Pie comm. pers.) concernant *L. m. macaco*, *L. f. fulvus*, *L. f. rufus*, *L. f. collaris*, *L. f. albocollaris*, *L. f. albifrons* et la facilité de croisement entre *L. m. macaco* et ces sous-espèces, était un argument pour la réunion de toutes ces formes dans la même espèce, dont elles constitueraient des sous-espèces géographiques.

L'existence de deux hybrides, *L. f. rufus* × *L. f. albocollaris*, fertiles (F2 avec *L. m. macaco*) semblait un autre argument en faveur du regroupement de ces formes dans la même espèce, mais l'absence de descendance pour les hybrides *L. m. macaco* et les sous-espèces de *L. fulvus* nous amène à garder une certaine réserve. Pour que nous puissions considérer les différentes formes comme faisant partie d'une même espèce, il est nécessaire que des échanges géniques puissent se faire entre elles. Une certitude à ce sujet ne sera obtenue qu'après la démonstration de la fertilité d'un grand nombre, sinon de la totalité des hybrides.

Cette variation chromosomique chez *L. fulvus* correspond à des formes que l'on peut facilement différencier par la couleur du pelage, mais aussi à des formes

Source : MNHN, Paris

plus difficilement discernables (les deux types de *L. f. collaris*). On peut imaginer que l'évolution chromosomique correspond donc, dans certains cas seulement, à des mutations de gênes liées à la couleur des poils.

Il est possible que cette évolution se soit faite à Madagascar de la même manière que l'a imaginée HERSHKOVITZ (1968) en Amérique pour le Platyrhinien *Saguinus fuscicollis*. Selon cet auteur, la forme la plus primitive serait toujours proche de la couleur « agouti » (à dominance brun-jaune) et l'évolution chromatique se ferait irréversiblement vers le blanc, en passant soit par le noir, le brun, le brun pâle et le gris, soit par le rouge, l'orange, le jaune et le beige, de multiples connexions pouvant exister entre ces deux voies et des étapes pouvant être sautées. Ces variations pourraient en outre se manifester dans une partie ou l'autre du pelage (ou champs métachromiques) parfois de façon différente, mais tous les champs se fondraient à la fin en une couleur plus ou moins uniformément blanchâtre (le développement de touffes de poils peut accompagner cette évolution).

Si l'on cherche à appliquer les déductions d'HERSHKOVITZ au cas des Lémurs, on peut imaginer un ancêtre se différenciant depuis un point de Madagascar et évoluant en se dispersant. On obtiendrait ainsi :

— dans l'Est, *L. f. fulvus* encore assez proche de la forme primitive qui se serait différenciée en formes plus claires comme *L. f. albifrons* et *L. f. sanfordi* vers le Nord et *L. f. fulvus* (forme claire de l'Ankarafantsika) vers l'Ouest;

— dans le Sud-Est, les formes *L. f. collaris* et *L. f. rufus*, cette dernière devenant plus claire en gagnant l'Ouest;

— dans l'Ouest, *L. m. macaco* mâle ou femelle, tous deux aux premiers stades de différenciation (noir ou roux) évoluant en *L. m. flavifrons*;

— dans le Nord, *L. coronatus*, plus clair et parfois presque blanc;

— La coloration ventrale très blanche de *Lemur mongoz*, forme nocturne et probablement primitive, limitée au Nord-Ouest, s'explique peut-être plus facilement en fonction de la vision nocturne des prédateurs.

— Il existe peut-être, selon des témoignages encore non contrôlés, dans le Nord-Ouest, un *Lemur* tout blanc (différent d'une forme albinos de *L. coronatus*).

Les hybrides obtenus dans nos croisements sont dans tous les cas assez proches de l'un des parents et semblent toujours un peu plus primitifs que ceux-ci au point de vue métachromique, ce qui a aussi été remarqué sur les hybrides des différentes formes de *Saguinus fuscicollis*.

Il est intéressant de remarquer qu'un développement, au cours de l'évolution, de formes colorées telles qu'en montrent les Lémurs n'est possible que si cela ne nuit pas à la protection par camouflage des animaux, c'est-à-dire que s'ils ne craignent pas trop la prédation.

La grande taille relative des Lémurs les met probablement partiellement à l'abri des prédateurs ailés, comme c'est le cas, encore plus nettement, pour les Propithèques. L'ajustement, ainsi possible, par sélection de la couleur du pelage au degré d'insolation de la région où ils vivent, leur donne probablement un avantage, en permettant une meilleure économie de leur métabolisme.

Lemur rubriventer. — Les caractères anatomiques et cytogénétiques s'ajoutent pour préciser la position systématique un peu isolée de cette espèce; place qui n'avait d'ailleurs été que peu discutée par les divers systématiciens qui se sont occupés des Lémurs.

Source : MNHN, Paris

La distribution géographique (voir plus loin) qui se superpose en partie à celle de différentes formes de *L. fulvus* de l'Est est en outre provisoirement un argument supplémentaire pour la séparer de ces dernières malgré l'hybridation possible avec *L. f. fulvus*. Deux croisements entre un *L. rubriventer* femelle et un *L. m. fulvus* mâle ont été obtenus en 1969 et 1970 par Saint-Pie à Ason (comm. pers.). Le deuxième, seul, a vécu et s'est développé tout à fait normalement mais ne s'est pas encore reproduit et l'on ne sait s'il est fertile.

Lemur mongoz. — La taille, les caractères anatomiques, l'écologie particulière et la distribution géographique (qui se superpose à celle de deux formes de *L. fulvus*) sont des arguments pour maintenir cette espèce isolée du groupe des *Lemur fulvus*. Des essais d'hybridation avec *L. macaco* et *L. fulvus* ont souvent été tentés sans succès.

Lemur coronatus. — *L. coronatus* est une espèce bien individualisée sympatrique avec deux formes de *L. fulvus*.

Nous n'avons pu encore réaliser d'hybridation entre *L. coronatus* et *L. mongoz*, bien que de nombreux efforts aient été faits dans ce sens au cours de ces dernières années à Tananarive. Un hybride possible entre *L. coronatus* et *L. macaco* a été signalé avec beaucoup de réserve par de Boer (comm. pers.). Il s'agit en fait d'un animal du Zoo de Francfort-sur-le-Main, d'origine inconnue, ressemblant un peu à un hybride de *L. m. macaco* × *L. f. fulvus*, mais dont la formule génétique étudiée par de Boer comprend 45 chromosomes, dont 22 correspondent à une formule haploïde de *L. macaco* et 23 ne semblent pouvoir correspondre qu'à une formule haploïde de *L. coronatus*. Aucune autre certitude n'a cependant pu être obtenue sur l'identité des parents de cet hybride.

Lemur catta. — Le statut de cette espèce, distincte des autres Lémurs par de nombreux caractères, n'a jamais fait l'objet de discussion.

Sa distribution géographique qui se superpose en partie à celle d'au moins deux formes de *L. fulvus (L. f. collaris* et *L. f. rufus)* est un argument supplémentaire pour la séparer des autres Lémurs.

Aucun des essais d'hybridations qui ont été tentés à Tananarive avec différentes formes de *Lemur fulvus* et avec des *L. macaco* n'a donné de résultat.

II. — Conditions d'observation et élevage

Les Lémurs vivent dans la plupart des forêts de Madagascar et ils étaient jadis partout abondants. Ils sont maintenant de plus en plus chassés et se sont raréfiés presque partout. Il est cependant encore facile d'en observer des troupes assez nombreuses dans quelques régions privilégiées encore peu peuplées ou lorsqu'ils sont protégés par un tabou *(fady)* qui interdit de les tuer ou une Réserve privée (Réserve de Berenty pour *L. catta*). Il existe aussi, dans certaines régions, des concentrations exceptionnelles d'animaux dues à l'existence de plantations de Cacao ou de Café dont ils peuvent profiter.

Si l'on cherche à observer les animaux sans les effrayer, ils deviennent peu à peu très confiants et il est possible, dans certains endroits, de rester en permanence en compagnie d'une troupe de Lémurs pour observer le comportement des animaux.

Source : MNHN, Paris

En captivité, les Lémurs s'élèvent en général très bien et se reproduisent facilement si les conditions d'élevage sont correctes et si les animaux ne sont pas groupés en trop grand nombre (ALBIGNAC et RIBOT 1970; ALBIGNAC et BLANCOU 1972; PETTER 1974).

Dans les groupes observés dans la nature, les femelles semblent toujours plus agressives que les mâles vis-à-vis des individus des autres groupes. Il en est de même en captivité. Les mâles, par contre, particulièrement ceux de *L. f. albifrons*, *L. f. fulvus*, *L. f. rufus* et *L. catta* se montrent, lorsqu'ils deviennent adultes en captivité, très agressifs vis-à-vis de leurs soigneurs. Même les mâles très apprivoisés se mettent à « mordre » dès l'âge d'environ 3 ans. Ils cherchent en tout cas à attaquer tous les étrangers et particulièrement les enfants : ils présentent une posture de menace pendant quelques secondes, le regard fixe, la tête fortement relevée, mettant bien en évidence les canines supérieures, puis ils bondissent brusquement si l'on n'y prend pas garde. Lorsqu'on entre dans la cage, l'animal n'attaque que rarement quand on le regarde; mais il sait profiter d'un moment d'inattention, bondit par derrière, inflige rapidement deux ou trois morsures et fuit. Les canines très coupantes peuvent causer des plaies profondes et de très nombreuses personnes ont ainsi été gravement mordues par leur *Lemur* « apprivoisé ».

Cette agressivité, comme la présence des fortes canines, est essentiellement un caractère des mâles adultes; les femelles sont toujours plus douces et, même si parfois certaines manifestent une légère agressivité envers les enfants, elles restent presque toujours très familières avec les personnes qu'elles connaissent bien et cherchent à les lécher amicalement chaque fois qu'elles le peuvent.

III. — DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET HABITAT

Lemur macaco et *Lemur fulvus* (carte 4)

Les *Lemur macaco* et *fulvus* sont étroitement liés à la forêt et ne peuvent plus survivre après sa destruction. On les rencontre encore dans la plupart des forêts naturelles de Madagascar et sur l'île de Mayotte aux Comores.

Une carte schématise la distribution géographique des différentes sous-espèces.

Il est malheureusement très difficile actuellement de localiser avec précision les barrières naturelles limitant leur répartition à cause des destructions causées par les populations humaines.

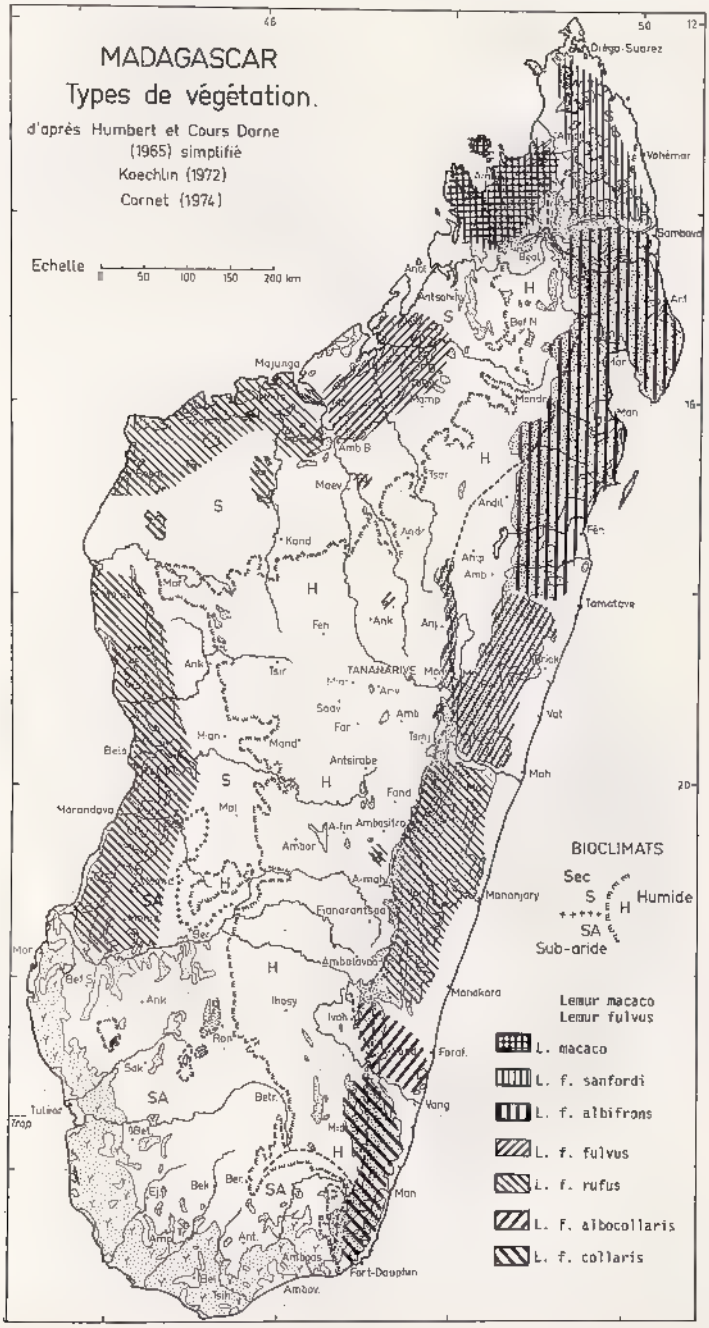
C'était pourtant encore possible il y a 100 ans et A. GRANDIDIER (1875) précisait non seulement la position d'un certain nombre de ces limites mais mentionnait, malheureusement de façon imprécise, des formes de transition qui n'existent plus aujourd'hui. Les *L. macaco* et les différentes formes de *L. fulvus* fréquentent toutes à peu près le même niveau, à hauteur moyenne ou près de la canopée. SUSSMAN (1972) a noté que 85 % des déplacements se faisaient près de la voûte des arbres.

Lemur mongoz (carte 5)

Les *L. mongoz* sont localisés à Madagascar dans les forêts du Nord-Ouest, entre Majunga et le massif du Tsaratanana, ainsi que dans les forêts à l'Est de la

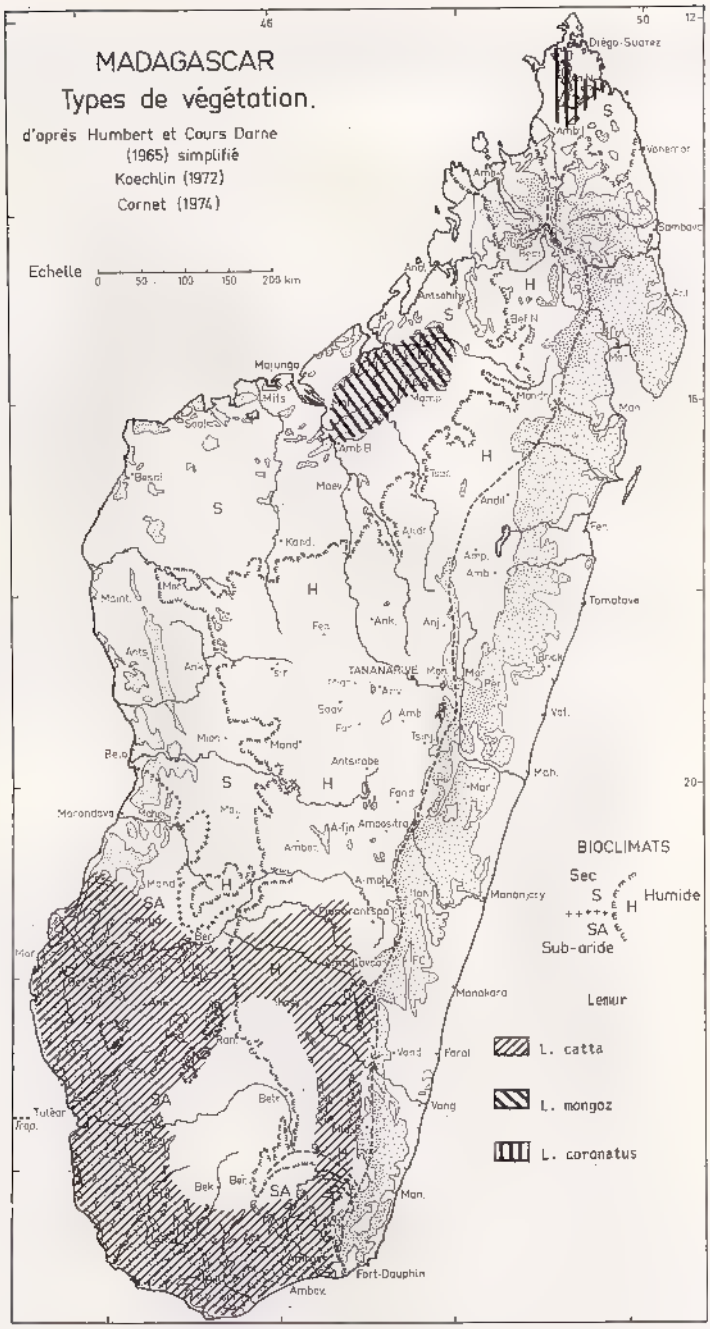
Source : MNHN, Paris

Betsiboka. TATTERSALL (1975) en a aussi observé sur les rives du lac Kinkony, près de Mitsinjo. Ils existent aux Comores : dans les îles d'Anjouan et de Moheli (mais pas à la Grande Comore), où ils ont probablement été importés depuis longtemps par des pêcheurs de Majunga.



Carte 4, répartition de *Lemur macaco* et de *Lemur fulvus*.

Source : MNHN, Paris



Carte 5, répartition de *Lemur mongoz*, de *Lemur coronatus* et de *Lemur catta*.

Lemur coronatus (carte 5)

Les *L. coronatus* ne se rencontrent que dans le Nord de Madagascar. Ils existent dans toutes les zones côtières et de basse altitude, au Nord du fleuve Mananjeba. Ils fréquentent aussi bien les zones très dégradées que les petits restes de forêt,

Source : MNHN, Paris

en bordure des cours d'eau ou les forêts pauvres, comme celle qui subsiste sur sol calcaire à la montagne des Français ou la petite forêt, sur sol sableux, de Sahafary. Dans ces zones de « forêt claire », c'est d'ailleurs la seule espèce de Lémur que l'on rencontre.

Leur pelage gris clair, qui semble d'ailleurs s'éclaircir encore en période de sécheresse, en fait une fourrure qui semble bien adaptée à un biotope forestier très sec et très ensoleillé. Dans certaines zones dégradées on en rencontre même des bandes, dans un véritable biotope de savane, cherchant refuge dans des arbres isolés et n'hésitant pas à faire de longues courses à terre pour fuir, si besoin est, d'un petit îlot de végétation à un autre. Les paysans peuvent alors très facilement les tuer à coups de bâton.

Ce Lémur est cependant une forme assez bien adaptée pour subsister le plus longtemps possible dans cette région de Madagascar où la forêt se consume très rapidement et où très vite les dernières zones forestières deviennent de la savane arborée.

Au milieu de ce territoire à végétation sèche, quelques zones de grande forêt demeurent encore. C'est le cas de la Montagne d'Ambre, dont une vaste partie constitue un Parc National et dont la bordure occidentale est encore presque intacte. On y trouve une forêt dense et très humide. A l'altitude de 1 000 mètres, il y règne un climat froid et humide et on est étonné de rencontrer en compagnie de *L. f. sanfordi*, de nombreuses bandes de *L. coronatus*. Dans l'Est, en bordure de l'Analamerana, nous les avons observés aussi, avec Peyrieras, en compagnie de *L. f. albifrons*. Au repos, ils étaient cependant presque toujours à un niveau inférieur dans les arbres qu'ils fréquentaient ensemble.

Nous n'avons aucun document pour connaître la répartition ancienne de cette espèce et pour savoir si elle existe depuis longtemps dans ces zones humides. Il se pourrait que la population de la grande forêt représente une extension récente de l'aire de répartition de l'espèce à la suite d'une désertification plus poussée de son ancien habitat, sur les pentes et dans la plaine.

Les observations de Rand (1935) sont un argument en faveur de cette hypothèse. En 1929, il le signale comme très abondant sur les pentes de la Montagne d'Ambre, dans la forêt sèche, mais remarque son absence au-dessus de 800 m dans la forêt humide.

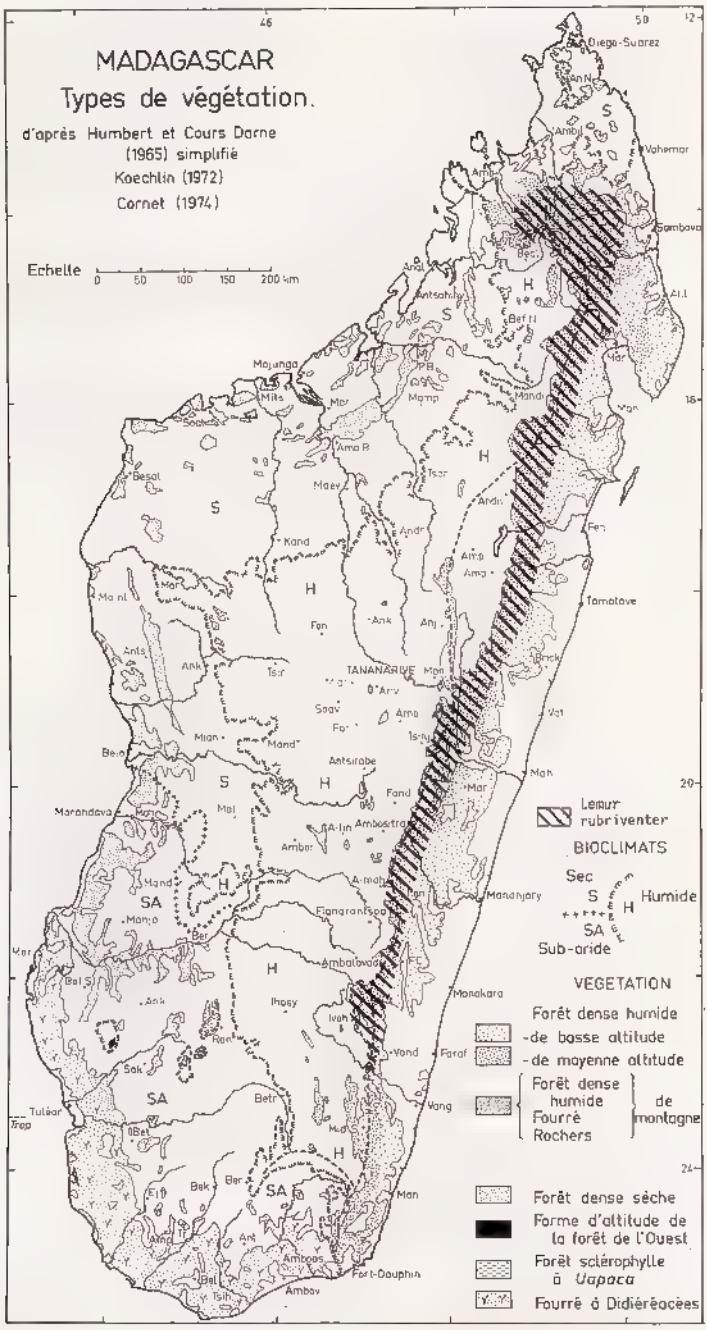
Rand signale aussi la variabilité de la teinte générale des exemplaires récoltés. Ils sont plus ou moins clairs suivant les régions, certains devenant très pâles dans les zones les plus sèches. On nous a même signalé l'existence d'un individu albinos vivant dans un petit bois au Sud de la Montagne d'Ambre, animal qui serait d'ailleurs très remarqué et un peu vénéré par les paysans des alentours. Cette observation d'un albinos s'ajoute à celle du Maki albinos de Chenu (1850) cité par Hill (1953) et figuré par Milne Edwards en 1890, qui appartient à la même espèce.

Lemur rubriventer (carte 6)

Les *Lemur rubriventer* semblent exister dans tout l'Est de Madagascar en forêt de moyenne et haute altitude. Leurs caractères sont homogènes dans toute leur zone de peuplement. Leur large répartition et leur localisation, surtout en altitude, sont des traits originaux et peut-être en relation. En altitude, les barrières géographiques constituées par les fleuves sont en effet beaucoup moins efficaces.

Source : MNHN, Paris

Ces Lémurs ont été observés jusqu'à plus de 2 300 m sur le massif du Tsaratanana et à 1 700 m dans la chaîne de l'Andrianony, au Sud de l'Andringitra. Nous les avons souvent observés aussi dans la région de Périnet.



Carte 6, Répartition de *Lemur rubriventer*.

Source : MNHN, Paris

Lemur catta (carte 5)

Les *Lemur catta* existent dans la partie Sud de l'île, dans toutes les régions où la sécheresse n'est pas trop excessive. Dans le Sud-Est, leur répartition s'étend jusqu'à la forêt humide, au Nord de Fort-Dauphin.

On les trouve dans le Centre jusqu'au niveau du massif de l'Isalo et dans le Centre-Est jusque dans le massif de l'Andringitra, au Sud de Fianarantsoa, et même jusqu'à 50 km à l'Ouest de Fianarantsoa.

Ils vivent dans le massif de l'Andringitra, au milieu des broussailles éricoides, végétation ne dépassant pas 2 m de haut et constituée d'un tapis plus ou moins continu d'Éricacées (Betsch comm. pers.). Ils remontent dans l'Ouest jusqu'au Nord du fleuve Mangoky.

Les *Lemur catta* peuvent fréquenter la forêt où ils se tiennent à un niveau moyen ou, plus fréquemment (65 % des observations), progressent sur le sol (Sussman 1973).

On peut les trouver sympatriques avec *L. f. rufus* dans des forêts mixtes comprenant des grands arbres et des buissons, mais dans ce cas les *L. f. rufus* se tiennent dans les grands arbres, tandis que les *L. catta* vivent dans les buissons près du sol et sur le sol dans les zones où la végétation arborée ne forme pas de voûte continue (Sussman 1972).

Dans la forêt galerie, où les a surtout étudiés Jolly (1966), ils se déplacent souvent en courant sur les grosses branches horizontales mais se nourrissent fréquemment au milieu des petites branches. Dans leurs sauts, il leur arrive fréquemment de faire tomber des branches mortes. Parfois il leur arrive de tomber avec. Jolly a vu ainsi un *Lemur* tomber sans mal apparent d'environ 15 m sur le sol mais elle cite l'observation de M. de Guiteaud, de la chute d'une mère avec son jeune où tous deux trouvèrent la mort.

IV. — Caractères anatomiques

1) Généralités. — Les *Lemur* ont un corps allongé et une queue bien développée. Leur tête est fine et leur museau pointu. Les oreilles sont bien apparentes.

Leurs membres sont adaptés à la course sur les branches et au saut. Le pouce, comme l'hallux, sont opposables. Le quatrième doigt est toujours le plus long. Tous les doigts ont une extrémité élargie avec un ongle, sauf le deuxième orteil qui, comme chez les autres Lémuriens, possède une griffe. Les femelles ont une paire de mamelles pectorales.

2) Pelage, peau et glandes cutanées. — La peau est uniformément recouverte de poils sauf sur le bout du museau, l'extrémité des membres et, dans certains cas, sur une partie du scrotum.

Sur le corps, le pelage est plus ou moins épais. On remarque à ce sujet de nettes différences entre les animaux vivant dans les zones très chaudes, au pelage peu dense et court, et les animaux vivant en zone d'altitude au pelage bien fourni et épais.

Source : MNHN, Paris

Ce pelage est peu mouillable et les animaux restent souvent immobiles sous la pluie sans être spécialement abrités. Ils prennent alors une pose particulière en se roulant en boule, la queue entourant le corps, et se secouent de temps en temps.

L'allure et l'éclat de la fourrure varient naturellement avec la santé de l'animal, ce qui est visible en captivité comme dans la nature : Un animal âgé ou en mauvais état, comme les Lémurs rencontrés pendant la période sèche dans l'Ouest, présente un pelage peu fourni et sans éclat. Chez tous les *Lemuridae*, sauf les *Hapalemur*, ce pelage est plus ou moins diversement coloré (voir systématique du genre *Lemur*).

On distingue sur la face cinq groupes de vibrisses dont le rôle au moins tactile est évident (vibrisses labiales supérieures, sus-orbitaires, géniennes, mentonnières, sous-mandibulaires). Un autre groupe (vibrisses carpiennes) existe sur le côté externe de l'avant-bras.

Il existe des glandes cutanées variées, formées par des glandes sébacées modifiées, sur le bras et l'avant-bras (voir *Lemur catta*), sur le scrotum et autour de l'anus.

Chez les *Lemur catta*, des différenciations cornées accompagnent en outre les glandes de l'avant-bras.

Sur la paume des mains et la plante des pieds, les Lémurs présentent des coussinets ou pelotes tactiles aux dessins caractéristiques. Chez l'ensemble des sous-espèces de *L. fulvus* et *L. macaco* elles sont identiques. Une première étude réalisée par Hill (1953) sur des exemplaires naturalisés, reprise par Rakotosaminanana (1972) sur des animaux vivants, montre cependant l'existence de quelques particularités. Au niveau des paumes, les coussinets sont bombés et bien individualisés, *L. m. macaco* et *L. f. albifrons* portent généralement sur le pouce un coussinet bien défini. Chez les autres espèces ce coussinet est le plus souvent représenté par une série de verrues plus ou moins confluentes. Les coussinets, les îlots et les verrues portent des dessins. Les dessins les plus fréquemment rencontrés sur les coussinets sont des boucles et les plus rares sont des arcs.

Sur les soles plantaires les coussinets sont en écaille, aplatis chez *L. m. macaco*, ils sont par contre bombés chez les sous-espèces de *L. fulvus*. La première phalange de l'hallux porte un coussinet bien défini. Les dessins les plus fréquents sont des champs ouverts, mais des arcs, des boucles ou des tourbillons peuvent s'y rencontrer. Les coussinets de l'extrémité des phalanges ont des crêtes longitudinales.

Chez les *Lemur mongoz*, la disposition générale des coussinets rappelle celle des autres Lémurs. Les coussinets des extrémités sont aplatis et portent des crêtes longitudinales.

Chez *Lemur catta*, les coussinets palmaires et plantaires se présentent comme des bourrelets bien individualisés et saillants. Les coussinets palmaires portent surtout des boucles, rarement des tourbillons et des arcs et, exceptionnellement, des champs ouverts.

Le coussinet de la première phalange de l'hallux est représenté par de petits îlots assez étroits. Les coussinets plantaires sont surtout pourvus de champs ouverts, les boucles, tourbillons et champs ouverts y sont plus rares.

Source : MNHN, Paris

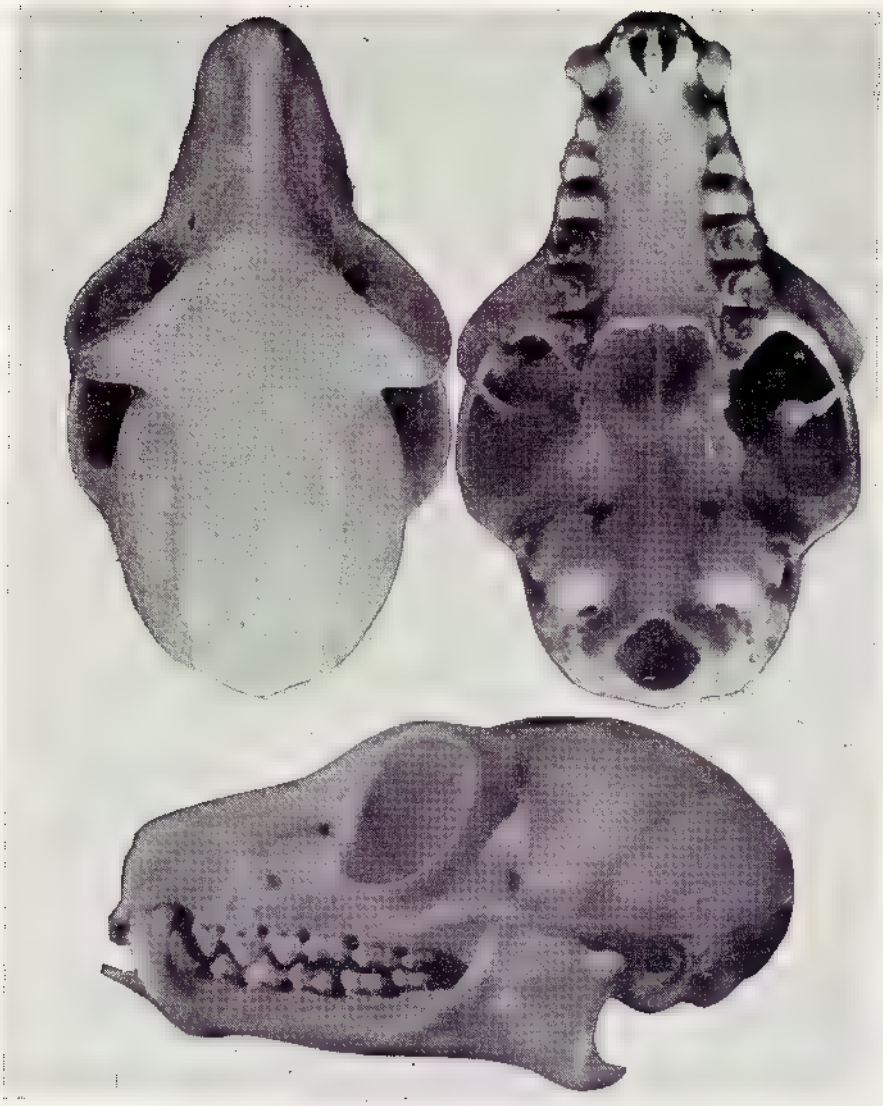


Fig. 70, crâne de *Lemur fulvus*, grandeur nature.

3) Crane et dents (fig. 70). — Chez tous les Lémurs le crâne est très allongé. La voûte crânienne ne présente pas de renforcement sagittal comme chez certains fossiles. Les os frontaux sont soudés; les pariétaux sont en contact latéralement et directement avec l'alisphénoïde.

Le trou occipital est ouvert vers le bas.

Les orbites sont grandes et communiquent largement avec la fosse temporale.

Sur la paroi interne de l'orbite, le frontal et le maxillaire sont séparés par l'apophyse orbitaire du palatin, qui atteint en avant le lacrymal. Cette disposition diffère

Source : MNHN, Paris

de celle des Mammifères primitifs chez qui cette paroi ne contient que le frontal et le maxillaire. Chez les Lorisiformes, les *Cheirogaleidae* et les Simiens, l'apophyse est réduite et se trouve séparée du lacrymal par la face externe de l'ethmoïde.

Chez les *Lemuridae*, l'artère carotide interne pénètre dans la bulle par un orifice situé à sa partie postérieure (comme chez les Insectivores primitifs).

Le prémaxillaire est assez peu développé, ce qui est en relation avec le faible développement des incisives. C'est le jugal, qui borde entièrement l'orbite vers le bas. Il entre en contact avec le maxillaire vers l'avant et avec le lacrymal vers le haut (il en est séparé par le maxillaire chez les *Lorisidae*, chez les Tarsiers et les Singes).

La mandibule est plus ou moins forte, ses 2 moitiés sont généralement faiblement soudées.

La formule dentaire est : $\frac{2}{2}$ I, $\frac{1}{1}$ C, $\frac{3}{3}$ P, $\frac{3}{3}$ M.

Comme chez la plupart des autres Lémuriens, les incisives de la mâchoire supérieure sont très réduites et séparées par un large hiatus, tandis que les inférieures auxquelles se sont accolées les canines sont bien développées, comprimées latéralement et comme chez tous les autres Lémuriens malgaches orientées vers l'avant pour former le « peigne ». Cette comparaison avec un peigne est en fait imparfaite, car si ces dents sont souvent utilisées pour la toilette comme grattoir, elles servent surtout pour saisir la nourriture et il est fort probable que ce soit cet usage qui corresponde au facteur sélectif privilégié. Les Lémurs, en effet, peuvent attaquer, grâce à cet appareil, des fruits très durs et râcler les écorces pour y recueillir des gommes dont ils se nourrissent en partie, au moins pendant les périodes de sécheresse ou lorsque les fruits sont rares. Cette protrusion des dents antérieures se fait chez les jeunes, comme nous avons pu l'observer d'ailleurs chez la plupart des Lémuriens, dès la première semaine, alors qu'elles sont bien poussées mais verticales à la naissance.

Les canines supérieures sont bien développées, pointues et coupantes. Elles sont plus fortes chez les mâles et représentent une arme redoutable qu'ils utilisent fréquemment.

La canine inférieure étant transformée en incisive, c'est la première prémolaire caniniforme (correspondant à Pr) qui la remplace.

Les prémolaires sont simples en avant, la dernière se molarise. Contrairement à ce qu'on pourrait croire, les prémolaires de lait (p) et les prémolaires définitives (P) ne sortent pas dans le même ordre chez tous les *Lemur* (Schwartz 1975). D'après les données connues, il semble que cet ordre d'irruption soit p2-p3-p4 et P2-P4-P3 pour la plupart des espèces, mais p2-p3-p4 et P4-P3-P2 chez *Lemur catta*, ce qui rapproche cette espèce des *Hapalemur*.

Les molaires sortent précocement. Les supérieures sont d'un type primitif trituberculé. Les inférieures ont perdu leur paraconide tandis que le talonide s'est élargi. Les quatre tubercules restent indépendants.

4) Appareil digestif. — La langue des *Lemurinae* est longue et étroite à l'extrémité; elle présente en arrière des papilles cornées qui descendent jusqu'à

Source : MNHN, Paris

l'épiglotte. La sublingua, petite languette située sous la langue, est très développée et mobile. Son extrémité denticulée peut s'insinuer entre les incisives et contribue ainsi à les nettoyer. Le gros intestin est moyennement spécialisé.

V. — Caractères morphologiques et éthoécologiques

Pour les descriptions, nous prendrons pour type : *L. m. macaco*. Les différences éventuelles présentées par les autres formes seront précisées à la fin des chapitres.

1) Postures, locomotion, manipulation.

A - *Postures*.

(*a*) La posture à l'arrêt, juste avant une locomotion normale d'un *Lemur*, est très semblable à celle des autres Quadrupèdes. L'animal, posé sur ses quatre membres, garde le corps horizontal. La position de sa queue est très variable, elle est souvent dressée verticalement. La partie postérieure du corps est plus haute que les épaules.

(*b*) Au repos, les *Lemur macaco* et *fulvus* peuvent avoir des postures assez variées. L'une des plus fréquentes est la position assise. Le corps est droit mais le dos reste légèrement voûté; les pattes arrière sont en général tendues en avant, ou bien l'une est pendante. Les bras, parfois étendus, sont appuyés sur les pattes arrière. La queue pend sous le corps. Les animaux que l'on voit dans cette position sont en général assis sur une branche fourchue, un rameau presque vertical leur permettant d'appuyer le bas du dos.

Une position dérivée de la précédente fait transition avec la position couchée; l'animal est alors assis, le corps semi-incliné s'appuyant sur les pattes antérieures plus ou moins tendues.

Ces deux postures sont celles d'animaux éveillés. Quand ils dorment les *Lemur* sont très souvent aussi en position semi-assise. Le corps est tourné dans le sens longitudinal des branches, les pattes arrière repliées, le dos arrondi; la tête repose alors sur les genoux, ou bien est à demi-enfoncée entre eux; les pattes avant passent entre les cuisses et s'appuient sur la branche; la queue pend latéralement ou bien, passant entre les pattes, vient reposer sur le dos. Dans cette position, les animaux forment une masse à peu près sphérique.

(*c*) Position couchée. Pour la position assise décrite plus haut, les animaux choisissent assez souvent une branche inclinée; ils peuvent s'asseoir avec les jambes allongées sur la branche, les pieds au niveau le plus haut. A partir de cette posture, ils prennent parfois une position couchée en allongeant leur corps sur les jambes, la tête venant ainsi se poser entre les pieds.

Il existe de nombreuses autres positions de repos mais elles sont plus rares ou exceptionnelles (cas de fortes chaleurs ou jeunes animaux). Des *Lemur macaco* et *fulvus* ont ainsi été vus couchés sur le ventre le long d'une branche, avec les pattes pendant latéralement ou posées sous la tête; ils peuvent également s'étendre sur le dos comme les *Varecia*, mais plus rarement.

Source : MNHN, Paris

Bien que les *Lemur catta* soient aussi très proches, pour beaucoup de leurs caractères, des *L. macaco* et *fulvus*, une position assise avec le corps vertical semble cependant plus souvent adoptée par cette espèce. En captivité notamment, ils aiment se tenir assis à terre, le corps vertical face au soleil, les bras écartés, position que nous n'avons notée qu'exceptionnellement chez les autres Lémurs, mais qui se retrouve chez les Propithèques.

Cette position est à relier avec la tendance plus marquée de cette espèce à vivre sur le sol, parfois dans des zones rocheuses et dépourvues d'arbres.

B - *Locomotion.*

(*a*) *Locomotion normale.* — Comme les *Microcebus*, les *Lemur* possèdent un type de locomotion relativement peu spécialisé, ce qui leur permet de se déplacer avec autant de facilité en marchant ou en courant sur les branches horizontales, même assez fines (fig. 71). Lorsqu'ils progressent à un niveau élevé, dans la forêt, les branches forment souvent pour eux un chemin presque continu d'arbre en arbre. De temps en temps, ils doivent sauter pour passer d'une branche à l'autre et leur queue leur sert alors de balancier, comme lors de leurs déplacements sur les petites branches. Dans ce dernier cas, ils avancent en général en agrippant plusieurs branchettes à la fois. Il leur est même possible, grâce à la position horizontale de leur corps et au balancier que forme leur queue, de se maintenir longtemps en équilibre sur une branche mince ou sur une liane horizontale.

Fig. 71, couple de *Lemur macaco* se déplaçant dans la forêt.

Source : MNHN, Paris

Leurs sauts peuvent être assez considérables. Nous avons vu fréquemment des *Lemur macaco* et *fulvus* franchir plus de 5 m de l'extrémité d'une branche à une autre. Avant le départ, la queue est maintenue dressée au-dessus du corps. Pendant le saut, elle est d'abord horizontale puis se relève rapidement au moment de l'arrivée pendant que les pattes s'écartent pour mieux saisir le feuillage. L'« atterrissage » est alors amorti par la souplesse du feuillage où ils tombent avec un grand bruit et où ils s'agrippent parfois de justesse. Les branches flexibles peuvent alors se courber de plusieurs mètres et dans leur détente vers le haut aident certainement, en leur donnant de l'élan, les animaux à progresser vers les rameaux plus importants et vers les troncs (Film : J.-J. et A. Petter, 1959, Lémuriens de Madagascar). Les *Lemur catta* font aussi des sauts d'une extrémité de branche à une autre en s'agrippant dans le feuillage comme le font les *L. fulvus*, mais lorsqu'ils se déplacent à un niveau très bas dans la forêt, ils font souvent des sauts d'un petit arbre à un autre. Dans ces sauts de tronc en tronc, le corps est projeté par une détente des membres postérieurs. Pendant le saut, le corps est incliné vers l'avant et les membres antérieurs tendus. A l'arrivée, les membres postérieurs sont brusquement ramenés en avant pour prendre contact en premier avec le support, exactement comme le font les Propithèques.

(*b*) *Autres types de locomotion.* — Lorsqu'ils ont à grimper ou à redescendre le long d'une branche verticale ou d'une liane, ce qu'ils font assez rarement, les *Lemur macaco* et *fulvus* adoptent exactement les mouvements d'un homme montant à l'échelle, déplaçant un membre après l'autre, mouvements qui ne sont qu'une adaptation de la marche normale des Quadrupèdes.

Ces animaux se déplacent rarement sur les gros troncs verticaux. Lorsqu'ils le font, ils enserrent le tronc entre les membres et avancent successivement les deux bras et les deux jambes.

Lorsqu'ils se rendent au milieu des branches les plus fines pour chercher leur nourriture, ils peuvent adopter des positions extrêmement variées. C'est ainsi qu'ils se déplacent suspendus aux branches par les quatre membres pour cueillir des fruits et qu'ils peuvent se laisser pendre par les pattes postérieures pour attrapper un fruit avec les mains.

Les *Lemur macaco* et *fulvus* se déplacent rarement à terre. En effet, si nous avons vu quelquefois des *Lemur macaco* se déplacer sur le sol dans la forêt, soit lors de poursuites rapides en partie à terre en partie sur les arbres, soit lentement pour chercher des fruits tombés, le sol ne semble pas leur être un substrat familier. Ils sont toujours prêts à regagner un arbre et progressent en général par petites courses entrecoupées d'arrêts. Quand le sol est parsemé de gros cailloux, ils choisissent toujours l'un d'eux pour s'y arrêter. Parfois même ils font, quand ils le peuvent, des bonds de pierre en pierre.

Nous avons rencontré dans la forêt sèche de l'Ouest, en octobre-novembre, des bandes de *Lemur f. rufus* cheminant lentement sur le sol de la forêt, la queue dressée en S. Dès que l'un d'eux repérait l'observateur et donnait l'alerte, tous grimpaient immédiatement sur les arbres.

Les *Lemur rubriventer* sont encore assez mal connus. Ils semblent avoir un mode de déplacement comparable à celui des *L. fulvus*. Nous en avons rencontré à plusieurs reprises marchant sur le sol.

Source : MNHN, Paris

Les *Lemur mongoz* ont une locomotion très comparable à celle des *L. macaco*. Ils se déplacent cependant généralement dans les hautes branches. Nous n'en avons jamais observé sur le sol, alors que les *L. fulvus fulvus* qui leur sont sympatriques y font quelquefois des incursions.

Les *Lemur coronatus* et les *Lemur catta* font, contrairement aux autres *Lemur*, souvent de longues marches sur le sol (fig. 72). On peut les rencontrer dans la nature dans des zones complètement dénudées. S'ils sont alors surpris, ils fuient généralement par une course rapide.

Fig. 72, Groupe de *Lemur catta* au repos sur le sol. Le jeune s'agrippe sur le dos de la femelle.

Jolly (1966) a, dans ces conditions, observé une course au galop, l'animal bondissant avec des détentes successives des membres postérieurs et retombant à chaque fois sur une main puis l'autre. Selon Jolly, un *Lemur catta* surpris sur le sol, s'il n'est qu'à quelques mètres des arbres, peut se dresser sur ses pattes postérieures pour regarder puis, avec le corps en position verticale, faire ainsi plusieurs sauts à la manière des Propithèques pour atteindre le premier arbre.

Les *Lemur catta* captifs font souvent ainsi des marches prolongées, de long en large sur le sol de leur cage, ce qui est plus rarement observé pour les autres *Lemur*. Nous avons quelquefois observé, comme Jolly dans la nature, des *Lemur catta*, en captivité, faisant, à partir d'une position assise, quelques pas d'une démarche bipède typique, ce qui n'a été vu chez aucun autre *Lemur*.

L'examen comparatif des pieds des *L. catta* et des autres *Lemur* (Sussman 1972) montre des différences importantes. Chez *L. macaco* et *L. fulvus* la portion proximale de la surface plantaire est couverte de fourrure tandis que chez *L. catta* elle est nue. *L. catta* est en outre le seul Lémurien dont le coussinet plantaire s'étende jusque près du talon, ce qui représente une ressemblance intéressante avec les Singes.

Source : MNHN, Paris

Cette constatation et une étude du squelette de la patte de *L. catta* conduisent SUSSMAN à considérer que *L. catta* présenterait un type de locomotion particulier (métatarsifulcrumation, MORTON 1924) spécialement adapté à une locomotion terrestre (la modification de l'axe du pied conduisant à un moindre usage de la pince formée par le pouce et les autres doigts qu'utilisent les autres *Lemur*). Comme le signale SUSSMAN, les différences qui ont été trouvées dans les mesures des membres de *L. catta* et des *L. macaco* et *fulvus* avaient d'ailleurs conduit WALKER (1967) et NAPIER et WALKER (1969) à penser que cette espèce avait une place intermédiaire sur un plan évolutif et comportemental entre les grimpeurs ou sauteurs et les Quadrupèdes arboricoles normaux.

Des observations prolongées sur le terrain (SUSSMAN 1972) ont, en fait, bien montré que, contrairement au *L. f. rufus*, qui lui est parfois sympatrique, *L. catta* se déplace surtout sur le sol et que lorsqu'il doit progresser dans les arbres, au lieu de se mouvoir sur les branches fines horizontales, il préfère plutôt grimper sur les branches plus fortes en position oblique et sauter de l'une à l'autre; la progression se fait ainsi, par une série de courses et sauts à un niveau assez bas dans la forêt. Ces sauts ressemblent dans beaucoup de cas à ceux des Propithèques.

C - *Manipulation.* — Les *Lemur* ont, comme les *Microcebus*, une main assez peu spécialisée et morphologiquement assez proche de la main humaine. Cette main est utilisée principalement pour s'agripper à un support, pour la locomotion ou pour manipuler les objets, surtout des aliments.

FIG. 73, *Lemur macaco* — Utilisation de la main pour rapprocher une branche terminale d'*Albizzia* afin d'en lécher et manger les fleurs.

Source : MNHN, Paris

Quand ils se nourrissent, ces animaux peuvent cueillir un fruit ou des feuilles avec une main (fig. 73), les tenir pendant qu'ils les mangent, ou bien attirer la branche vers leur bouche et manger ou cueillir avec celle-ci pendant que l'autre main renforce la prise sur le support.

La main est encore utilisée pour divers usages moins importants. Pour la toilette, elle peut servir à tenir la queue ou, lors du léchage à deux, le museau ou la tête du partenaire. Nous n'avons jamais vu la main utilisée pour chercher entre les poils *(grooming)* comme il est si fréquent de l'observer chez la plupart des Singes.

Dans la toilette, la main peut agripper les poils pour permettre une meilleure utilisation du peigne et contrebalancer les mouvements rapides de la tête vers l'avant alors que l'animal lèche et râcle sa fourrure. L'ongle du deuxième doigt du pied est souvent utilisé pour gratter la fourrure, particulièrement les zones, comme le dessus du cou ou la tête, impossibles à atteindre avec la bouche. Il est aussi utilisé pour nettoyer les oreilles. Pendant son usage, les deux mains reposent en général sur le support ou bien l'animal se tient assis.

Nous avons vu aussi la main utilisée lors des batailles : l'attaquant poursuit son adversaire et, lorsqu'il est suffisamment rapproché, tend le bras pour lui tirer les poils.

2) Rythme d'activité.

(*a*) *Dans la nature.* — Les *L. macaco* et *fulvus* ont à peu près tous le même type de rythme et nos observations sur *L. m. macaco* ont été confirmées chez *L. f. albifrons*, *L. f. fulvus* et *L. f. rufus*.

A Nosy Komba, par exemple, les groupes de *L. m. macaco* passent la nuit dans des grands arbres et les animaux commencent à quitter leur lieu de rassemblement nocturne dès les premières lueurs de l'aube, souvent même avant. Les *L. m. macaco* que nous avons observés à Nosy Komba étaient très actifs en moyenne entre 4 h 30 et 7 h 30, mais surtout entre 5 et 6 h. Pendant cette période matinale, ils mangeaient, se disputaient, criaient (quelques cris ont été entendus dès 4 h, mais les plus nombreux et fréquents se situaient entre 5 h et 5 h 30) puis s'éloignaient ensuite, plus ou moins rapidement suivant la température, dans la forêt où ils passaient la journée à l'ombre et souvent assez près du sol. Ils reprenaient leur activité le soir et se déplaçaient plus ou moins tôt suivant la chaleur. Généralement, ils commençaient à se déplacer un peu vers 16 h; ils mangeaient alors activement et faisaient parfois de longs parcours avant de rejoindre leur lieu de rassemblement nocturne.

Arrivés là, ils restaient encore très actifs malgré la nuit et l'on entendait souvent leurs cris et leurs sauts jusqu'aux environs de 19 h 30. Pendant le reste de la nuit ils étaient assez calmes et dormaient pendant la plus grande partie du temps si rien ne les dérangeait.

Les jours extrêmement chauds, les mêmes animaux étaient moins actifs et nous avons même vu parfois un groupe, habitué à des déplacements réguliers, rester près du lieu de repos nocturne; les *Lemur* se tenaient toute la journée cachés, immobiles, ou en train de faire leur toilette à l'ombre du feuillage épais des grands arbres.

Source : MNHN, Paris

A quelques rares occasions où la température n'était pas trop élevée, nous avons, au contraire, pu observer, pendant presque toute la journée, des groupes actifs dans des zones de boisement clairsemé en lisière de la forêt.

Le rythme d'activité des *L. rubriventer* est encore mal connu, mais nous en avons observé à plusieurs reprises en déplacement au cours de la journée.

Les *Lemur mongoz* se distinguent nettement des autres *Lemur* par leur rythme d'activité nocturne. Il est très rare en effet de voir un *Lemur mongoz* actif avant que la nuit soit complètement tombée. Pendant la journée, ils dorment roulés en boule par petits groupes de deux ou trois, bien cachés au milieu d'un paquet de lianes près du sommet d'un grand arbre.

Ces observations sont confirmées par TATTERSALL et SUSSMAN (1975) qui ont fait une étude détaillée sur cet animal dans la forêt de l'Ankarafantsika et par TATTERSALL (comm. pers.) à la suite d'une étude de ce *Lemur* aux Comores.

Selon ces auteurs, ils rejoignent leur arbre dortoir entre 5 h 55 et 6 h 02 (ce qui correspond à une intensité lumineuse comprise entre 1,4 et 22 lux) et quittent leur abri pour commencer leur activité entre 17 h 55 et 18 h 01 (ce qui correspond à une intensité lumineuse comprise entre 2,8 et 22 lux). Après leur réveil, ils restent actifs, mangeant et se déplaçant activement entre 18 et 23 heures avec seulement quelques brefs moments de repos, puis ils se reposent plus longuement entre 22 heures et 3 heures environ avant de reprendre leur activité. Une dernière période d'une demi-heure à une heure et demie semble souvent aussi consacrée au repos avant le retour vers l'arbre dortoir.

A la station forestière, comme dans la forêt située autour du lac d'Ampijoroa, nous avons vu plusieurs jours de suite les animaux au repos dans le même buisson de lianes. Ceci est aussi confirmé par TATTERSALL et SUSSMAN qui ont notamment observé un groupe revenir pour dormir 11 jours sur 14 dans le même arbre. Selon ces auteurs, les adultes restent alors en contact étroit mais les juvéniles se tiennent généralement à quelques mètres de leurs parents.

Selon TATTERSALL (comm. pers.), les *Lemur mongoz* observés aux Comores n'ont pas tous un rythme aussi nocturne.

Il serait intéressant de préciser si, en plus d'une influence possible de la prédation, des interactions entre les espèces se partageant la même nourriture ne sont pas en partie responsables de ce rythme dans les forêts malgaches. Bien que nous ayons souvent observé au début de la nuit des *Lemur mongoz* en compagnie de *L. fulvus*, des bûcherons nous ont dit que les *L. mongoz* étaient souvent chassés par les autres espèces.

Les *L. catta* diffèrent, pour leur période d'activité, des *Lemur macaco* et *fulvus* (JOLLY 1966; SUSSMAN 1973). Ils commencent généralement leur activité plus tard dans la matinée et la terminent plus tôt dans l'après-midi. Ils ont donc une période de repos plus courte dans le milieu de la journée.

Les comparaisons effectuées par SUSSMAN (1973), dans les zones où *Lemur catta* et *L. f. rufus* sont sympatriques, montrent une activité diurne beaucoup plus réduite chez cette dernière espèce. Cette différence d'activité peut même être considérée comme un facteur qui réduit la compétition bien que le rythme des deux espèces ne semble pas apparemment être influencé par leurs présences réciproques. Les

Source : MNHN, Paris

Lemur catta peuvent, en outre, supporter des variations thermiques plus larges que les *L. f. rufus*. Une analyse minutieuse du temps passé en recherche de nourriture, toilette, repos, mouvements, déplacements ou autres activités, a permis à Sussman (1973) d'établir des courbes précises qui permettent une comparaison très nette des rythmes des deux espèces. Il apparaît ainsi qu'elles n'ont aucune de leurs activités aux mêmes heures et qu'elles ne passent pas la même proportion de leur temps aux mêmes activités. Les *L. f. rufus* se nourrissent nettement plus souvent à l'aube et au crépuscule que les *L. catta*. Ces derniers, par contre, se nourrissent plus activement en fin de matinée et en fin d'après-midi. D'une façon générale, les *L. catta* se déplacent et bougent plus pendant le jour que ne le font les *L. f. rufus*.

Il est possible que ces différences de rythme soient le reflet d'une moins grande tolérance pour la chaleur des *Lemur f. rufus* et, au contraire, d'une plus grande tolérance des *L. catta*. Ces derniers sont, en effet, actifs durant les heures les plus chaudes du jour et souvent ils visitent alors la végétation dans des zones soumises aux plus fortes chaleurs. Cet argument est soutenu, comme le fait remarquer Sussman, par le fait que dans le Sud aride, seuls les *L. catta* peuvent survivre. Il faut remarquer que les *L. catta* sont certainement avantagés par la couleur claire de leur pelage pour supporter les fortes insolations. A Antserananomby, où les températures sont assez basses durant l'après-midi, les *Lemur catta* passent d'ailleurs comme le rapporte Sussman de longues périodes à s'exposer au soleil. Un comportement bien adapté aide ainsi les mécanismes de régulation physiologique.

Malgré leur rythme diurne généralement plus marqué, les *Lemur catta* semblent cependant montrer dans certains cas une assez grande plasticité. Ils voient probablement la nuit aussi bien que les autres *Lemur* et Jolly (1966) en a vu à Berenty, dans le Sud, revenir à leur arbre dortoir jusqu'à une heure après le coucher du soleil et se déplacer parmi les branches même les nuits sans lune. Une troupe pouvait ainsi être plus ou moins active à n'importe quelle heure de la nuit et pendant la période de reproduction, les Lémurs se battaient, sautaient et criaient très fréquemment pendant la nuit.

Il est intéressant de remarquer qu'à Berenty, il n'existe pas d'autre espèce de *Lemur*. La différence de rythme constatée avec celui des animaux vivant dans les zones où l'espèce est sympatrique avec un autre *Lemur*, reflète peut-être, bien que cela soit peu visible, une influence réciproque.

Les *Lemur catta*, comme la plupart des autres espèces de Lémurs, passent de longues périodes à s'exposer au soleil en s'installant à l'Est, au sommet des grands arbres. Ils exposent successivement à la chaleur les différentes parties de leur corps, prenant parfois pour cela des positions très compliquées.

(*b*) *En captivité*. — En captivité, les périodes d'activité des *L. macaco* et des diverses formes de *Lemur fulvus* semblent être assez comparables.

Ce serait cependant une erreur de vouloir utiliser des observations faites à Tananarive pour caractériser l'activité normale des animaux. Le climat y est en effet plus proche de celui où vivent les *Lemur* de la forêt de l'Est que de celui où vivent ceux des autres régions.

D'une façon générale, les périodes d'activité des *Lemur macaco* et *fulvus* à Tananarive se situent entre le lever du jour et 8 h 30 environ et entre 16 h 30 et 19 heures,

Source : MNHN, Paris

avec des pointes entre 7 h 30 et 8 h 30 et entre 17 et 18 heures. Ils dorment pendant le reste du temps. Si on les dérange pendant la nuit, ils sont généralement beaucoup plus facilement réveillés qu'au milieu de la journée.

Parmi les différentes formes, ce sont les *Lemur f. fulvus* de l'Est qui nous ont paru les plus actifs à Tananarive. Les *Lemur m. macaco* sont plus souvent au repos, se réveillant généralement un peu plus tard que les autres.

Les *Lemur mongoz* conservés en captivité restent généralement très calmes et plus ou moins roulés en boule pendant la journée. Ils manifestent par contre une grande activité au cours de la nuit, se déplaçant fréquemment et échangeant de nombreux cris. Ces animaux sont en outre souvent en mauvaise condition et se reproduisent mal, lorsqu'on les installe dans des animaleries trop lumineuses et il est toujours préférable, contrairement aux *Lemur catta*, de les installer dans des pièces sombres.

En captivité, les *Lemur catta* semblent aussi nettement plus diurnes que les autres *Lemur*. Ils recherchent plus activement le soleil que les autres. Ils s'exposent en position assise face aux premiers rayons qui atteignent leur cage, par exemple dès 7 heures en avril à Tananarive.

Ce sont aussi les seuls *Lemur* qu'on peut trouver actifs, en même temps que les Propithèques, au milieu d'une journée ensoleillée, les autres espèces préférant alors rester à l'ombre.

3) Abri. — Les *Lemur macaco* et *fulvus* ne cherchent jamais d'abri particulier pour dormir. Ils passent généralement les heures les plus chaudes de la journée couchés sur une branche au milieu d'un arbre au feuillage touffu. Pour la nuit, un arbre dortoir où se réunit le groupe est généralement choisi.

Les *Lemur mongoz* reviennent régulièrement pour dormir dans le même amas de branches et de lianes. Ils retrouvent d'un jour à l'autre les mêmes fourches familières où ils se roulent en boule. Ils ne font cependant jamais de nid et ne semblent jamais modifier le nid naturel qu'ils ont choisi.

La nuit, lorsqu'ils sont en zone forestière, les *Lemur catta* se tiennent pour dormir sur une branche d'arbre comme les autres *Lemur*. Dans les régions rocheuses sans arbres, ils cherchent souvent pour s'installer une zone un peu surélevée où ils se groupent durant la nuit.

Dans le Sud, les troupes s'installent généralement dans un ou deux gros Tamariniers, mais comme le remarque Jolly (1966) ils dorment rarement plusieurs nuits de suite dans le même arbre.

4) Régime alimentaire.

Manière de se nourrir. — Les *Lemur macaco* et *fulvus* prennent leur nourriture le plus souvent directement avec la bouche, mais ils utilisent fréquemment leur main pour rapprocher une branche ou bien, plus rarement, pour cueillir une feuille ou un fruit. Quand ils mangent un gros fruit, ils le tiennent souvent avec les mains pendant qu'ils le mangent. Ils peuvent ne pas chercher à le cueillir, mais font un trou dedans et le mangent parfois dans une position très incommode : c'est le cas, par exemple, pour les gros fruits d'*Artocarpus*, souvent accrochés au tronc près d'une fourche.

Source : MNHN, Paris

Les *L. macaco* entrent parfois leur tête entière à l'intérieur du fruit, en se maintenant comme ils peuvent, agrippés sur lui ou sur le tronc. C'est aussi le cas pour les fruits d'*Annona reticulata* (« cœur de bœuf ») qui ne sont pas cueillis, mais mangés contre le tronc sans les détacher.

Contrairement aux Propithèques, les *Lemur macaco* et *fulvus* peuvent se déplacer et même sauter en transportant un fruit dans la bouche, même s'il s'agit d'une grosse mangue. Souvent un animal cueille un fruit et va ainsi s'installer confortablement plus loin pour le manger.

Les *Lemur* semblent gâcher nettement moins de nourriture que les Propithèques. Une mangue commencée est fréquemment jetée pour en prendre une autre, mais c'est généralement parce qu'ils en ont consommé la seule partie bien mûre, par peur ou parce qu'ils n'en ont plus envie, mais rarement par maladresse comme les Propithèques. Comme ces derniers, leur main est capable d'empoigner des objets, mais, moins spécialisée, elle se prête mieux à la préhension d'objets plus fins.

Variété du régime. — Les *Lemur macaco* et *fulvus* consomment une grande variété d'aliments. Leur choix est très large et ils s'adaptent facilement à des aliments nouveaux.

Les habitants de l'île de Nosy Komba, ou ceux des villages proches de la réserve de Lokobe à Nosy Be, prétendent que rien ne peut mûrir sur les arbres à cause des bandes de *Lemur m. macaco* qui mangent les fruits de leurs cultures avant qu'ils soient complètement mûrs. Les bananes doivent être cueillies quand elles sont vertes. Les *Lemur* (attirés par l'odeur) entrent même parfois dans les cases où elles sont entreposées pour mûrir.

A Nosy Komba ou à Joffreville (au Nord de la Montagne d'Ambre) par exemple, les paysans sont souvent prévenus qu'il faut cueillir le café par la présence des bandes de *Lemur* qui viennent y prélever rapidement leur dîner. Il semble que ce soit nettement par l'odeur qu'ils reconnaissent les fruits mûrs; ceux-ci sont roses, mais avant de les cueillir les animaux flairent longuement de nombreux fruits verts. Une fois le fruit dans la bouche, les *Lemur* en crachent presque immédiatement la fine partie molle qui entoure la graine. Celle-ci est ensuite rapidement croquée (4 ou 5 secondes).

A titre d'exemple, voici une liste de végétaux dont nous avons observé la consommation par les *Lemur m. macaco* à Nosy Komba ou à Nosy Be.

— *Annona reticulata* Linn., fruits.

— *Artocarpus integrifolia* Linn. fruits mûrs ou jeunes, inflorescences mâles, feuilles ou bourgeons.

— *Albizzia polyphylla* Linn. feuilles et fleurs.

— *Cananga odorata* (Link. Hook f. et Thoms), fruits.

— *Carica papaya* Linn. feuilles, fruits et fleurs.

— *Ceiba pentandra* Linn. bourgeons, jeunes pousses et jeunes fruits.

— *Citrus* sp. fruits.

— *Ficus cocculifolia* Bak. fruits qui sont cueillis rapidement avec les dents, l'un après l'autre en s'agrippant au tronc.

— *Mangifera indica* Linn. fruits, feuilles et écorce; cette dernière est enlevée généralement en la mordant suivant le sens longitudinal de la branche.

— *Musa paradisiaca* Linn. fleurs et fruits.

— *Neodypsis heteromorphus* Jumelle, fruits.

— *Oncostemon balanocarpum* Mez., fruits.

— *Sorindeia madagascariensis* Pet. Thou., fruits et feuilles.

— *Terminalis catappa* Linn. (Badamier), fruits verts et roses (mûrs).

Source : MNHN, Paris

— *Theobroma cacao* Linn., fruits. Les cabosses sont ouvertes et les *Lemur* avalent les graines, telles quelles, sans les croquer; seule la fine pellicule mucilagineuse qui les entoure est digérée, puisque nous avons retrouvé les graines intactes dans les excréments.

Nous les avons vus en outre manger des feuilles et des fruits de nombreux arbres ou lianes que nous n'avons pu déterminer. La plupart des fruits qu'ils mangent et que nous avons pu goûter ont une saveur assez âpre.

Dans la forêt de l'Ankarafantsika, les *Lemur f. fulvus*, et, dans le Sud-Ouest, les *Lemur f. rufus*, mangent, comme les Propithèques, une grande quantité de graines de Tamariniers *(Tamarindus indica* L.*)* ainsi que de nombreux autres fruits. Leur régime est beaucoup plus varié que celui des *L. m. macaco* qui fréquentaient à Nosy Komba des forêts très appauvries.

Malgré de nombreuses heures d'observation continue dans la nature, nous n'avons jamais vu *Lemur macaco* manger d'Insectes, de petits Oiseaux ou de Reptiles; ce qu'ils auraient pu très souvent faire sans difficulté.

Les *Lemur macaco*, dans la nature, ne descendent généralement pas à terre pour boire, mais doivent se contenter de l'eau contenue dans leurs aliments. Il est cependant fréquent de les voir lécher les feuilles après la pluie. Dans l'Ouest très sec, comme à Morondava au mois d'août, les *L. f. rufus* vont boire dans les mares résiduelles. C'est aussi ce qu'ont l'habitude de faire les *Lemur catta* dans le Sud subdésertique.

Quelquefois aussi des *Lemur macaco* et *fulvus* ont été observés dans la nature en train de lécher le sol et de manger de la terre.

Les *L. mongoz*, observés par Tattersall et Sussman en juillet, consommaient pendant la nuit cinq espèces de plantes, mais l'observation réalisée dans une zone de replantation artificielle ne donne pas une exacte idée du régime des animaux dans la forêt. Dans la zone de forêt naturelle, au Nord du lac d'Ampijoroa, nous en avons observé mangeant des feuilles et bourgeons appartenant au moins à une dizaine d'espèces d'arbres sans pouvoir faire de prélèvement.

Les aliments consommés près de la station, relevés par Tattersall et Sussman avec le pourcentage de temps passé à les consommer, sont :

Ceiba pentandra (ou pamba)	81,5 %
Hura crepitans (hazomboay)	14 %
Kigelianthe madagascariensis (hazopanjaka)	2 %
Combretum phaneropetalum (lavanana)	2 %
Tamarindus indica (kily)	0,5 %

Comme ces auteurs, nous avons vu un groupe de *Lemur mongoz* passer une grande partie de leur temps à manger les fleurs et les fruits d'un Capoquier *(Ceiba)* situé juste au-dessus de la maison du garde. Avec les Roussettes, ils remplaçaient dans ces arbres les Propithèques, les Perroquets et de nombreux autres Oiseaux qui consommaient ces mêmes fruits pendant le jour.

Des observations prolongées ont permis à Tattersall et Sussman de voir qu'en passant rapidement de fleur en fleur les Lémurs léchaient aussi le nectar à la base des fleurs, souvent sans toucher aux pétales. Ils atteignaient souvent les inflorescences en procédant par sauts et grimpant dans des postures très variées aux branches fleuries de la périphérie de l'arbre. La méthode décrite par ces auteurs est très semblable à celle que nous avons observée pour les *L. macaco* léchant des

Source : MNHN, Paris

fleurs d'*Albizia* ou les *Cheirogaleus medius* léchant diverses inflorescences : l'animal ramène l'ensemble des fleurs en le tirant des deux mains vers la bouche pour les lécher. Elles sont ensuite lâchées. Rarement consommées, elles peuvent être léchées à nouveau le lendemain.

Les fruits des Capoquiers sont attaqués généralement sur place sans être cueillis. C'est en fait la pellicule superficielle comprenant la pulpe blanche et sa peau qui sont prélevées, la peau étant généralement rejetée ensuite.

D'après les observations de Tattersall et Sussman, pour *Hura crepitans*, ce ne sont généralement pas les fleurs que les animaux consomment mais ils mordent le pétiole pour en manger de petites glandes sécrétant du nectar. En une minute, un animal peut mordre ainsi 15 à 20 pétioles.

Les *Lemur catta* semblent rechercher une plus grande variété de plantes que les autres espèces. Jolly (1966) a récolté ainsi à Berenty 24 espèces végétales consommées par ces animaux. 75 à 80 % des plantes consommées par les *L. catta* l'étaient aussi par les *P. verreauxi*. Pour 90 % des espèces, ils mangeaient les feuilles dans 25 % des observations et pour 40 % des espèces ils mangeaient les fruits dans 70 % des observations. Les fruits de Tamarinier, en forme de longs et robustes haricots, représentaient la principale nourriture durant toute l'année, mais ils en mangent aussi souvent les fleurs. Les fruits de Tamariniers sont mangeables dès le mois de juin, quoiqu'ils ne soient mûrs qu'en août. Ils restent consommables jusqu'en avril de l'année suivante. Les graines restantes sont alors généralement détruites par les Insectes.

Il est toujours amusant de voir le soin extrême avec lequel les *Lemur* choisissent le fruit qu'ils vont consommer. Jolly décrit bien l'animal atteignant un rameau, le tirant vers lui pour rapprocher calmement un fruit de son museau, explorant soigneusement ce dernier d'un bout à l'autre avec son nez et relâchant souvent le rameau dans le cas d'un examen négatif. Il peut ainsi en rejeter cinq ou six après le même examen avant d'en choisir un. Dans ce cas le fruit est cassé, le morceau est pris à la main et croqué avec les prémolaires et la graine est avalée. Après avoir mangé ainsi 2 à 4 graines, il laisse souvent tomber le reste. Ces morceaux ne sont d'ailleurs pas perdus car souvent les *Lemur* les récupèrent plus tard, parfois plusieurs mois après, sur le sol, les repèrant dans la litière à leur odeur, en cherchant sous les arbres.

Comme nous l'avons vu plus haut, les *Lemur macaco* ou *fulvus* et les *Lemur catta* montrent des différences notables dans leur locomotion et dans leur rythme d'activité. Des différences importantes existent aussi dans leur régime. Les études de Sussman (1972), réalisées dans des zones où les deux espèces sont sympatriques, permettent des comparaisons intéressantes de leur alimentation.

Les *Lemur catta* sont moins liés que les *L. f. rufus* à un niveau de la végétation forestière, ce qui leur permet un régime plus varié. Les *L. f. rufus* restent en effet continuellement près de la canopée, se déplacent horizontalement et demeurent localisés dans les zones où la forêt reste élevée. Au contraire, les *L. catta* se déplacent à tous les niveaux et peuvent fréquenter les zones de buissons et profiter de la végétation sur le sol.

Selon Sussman, les *L. f. rufus* se nourrissent presque exclusivement de feuilles de *Tamarindus indica* (42 % de leur alimentation à Tongobato et 75 % à Antseranomby). Ils complètent ce régime par des fruits de *Tamarindus* et d'autres arbres.

Source : MNHN, Paris

Il faut cependant remarquer que la forêt où ils vivent a été fortement modifiée dans sa composition par l'influence humaine.

Les *L. catta* ont une alimentation au moins deux fois plus variée. Ils exploitent un endroit de leur domaine vital pendant 3 ou 4 jours, puis changent et parcourent tout leur domaine en 7 à 10 jours. Ils peuvent ainsi profiter de la croissance et de la floraison de toutes les plantes. Ils ne s'arrêtent généralement pas quand ils mangent et continuent leur chemin même s'il reste des aliments exploitables.

A titre d'exemple, il est intéressant de citer un relevé des principales plantes consommées par les deux espèces de *Lemur* à Antseranamomby (Sussmann 1972).

Plantes consommées par :	*Lemur catta*	*Lemur f. rufus*
— *Acacia rovumae*	+	+
— *Acacia sp.*	+	+
— *Acalypha sp.*	+	
— *Achyranthes aspera*	+	
— *Adenia*	+	
— *Alchornea sp.*	+	
— *Commicarpus commersonii*	+	
— *Ficus cocculifolia*	+	
— *Ficus soroceoides*	+	+
— *Ficus sp.*	+	
— *Flacourtia ramontchi*	+	+
— *Grewia sp.*	+	
— *Mimulopsis sp.*	+	
— *Paederia sp.*	+	
— Une Papilionaceae	+	+
— *Poupartia caffra*	+	
— *Quisivianthe papinae*	+	+
— *Rinorea greveana*		+
— *Tamarindus indica*	+	+
— *Terminalia mantaly*	+	+
— *Tinomia sp.*		+
— *Vitex beravensis*	+	+
— 3 petits arbres indéterminés	+	

Selon Jolly, *Commicarpus commersonii* et *Achyranthes aspera*, deux plantes vivant au niveau du sol, forment plus de 20 % de la nourriture des *L. catta* entre juin et septembre.

Le comportement alimentaire de *Lemur catta* lui permet donc d'exploiter un grand nombre de plantes qui peuvent être très dispersées; c'est probablement une adaptation à un milieu semi-aride où les aliments consommables sont rares.

Il serait très intéressant de faire le même type d'étude approfondie pour comparer *L. f. sanfordi* et *L. coronatus* dans l'extrême Nord de Madagascar. Comme nos observations de terrain faites en 1968 autour de la Montagne d'Ambre nous le font supposer, il est possible que l'on trouve, entre ces deux espèces, des différences du même type que celles observées par Sussman entre *L. f. rufus* et *Lemur catta*.

Selon Jolly (1966), c'est surtout le manque d'eau qui limite la répartition des *L. catta* dans le maquis à Euphorbes où les Propithèques pourtant survivent bien. Dans la forêt, ils lèchent l'eau sur les feuilles très tôt le matin, pendant 15 à 20 minutes

Source : MNHN, Paris

avant de se nourrir mais ils savent aussi entrer la main dans les trous d'arbres contenant de l'eau pour se lécher ensuite les doigts. Pendant la saison sèche, certains groupes descendent vers la rivière Mandrare pour boire en s'approchant du bord au milieu des buissons, mais JOLLY n'a cependant pas vu les troupes ne possèdant pas d'accès à la rivière traverser le territoire d'autres groupes pour y aller.

5) REPRODUCTION. — Comme nous l'avons vu plus haut, les caractères sexuels secondaires se réduisent chez les *Lemur* à de légères différences morphologiques (largeur plus grande de la tête ou du museau et canines plus développées, glandes cutanées importantes chez le mâle) et à des différences de coloration.

Le dichromatisme sexuel le plus marqué se rencontre chez *L. m. macaco* et chez *L. m. flavifrons.*

(*a*) *Organes génitaux externes.* — Les organes génitaux externes des *Lemur* ont fait l'objet de nombreuses descriptions (RETTERER et NEUVILLE 1914; POCOCK 1918; SANDERSON 1940; HILL 1933; PETTER-ROUSSEAUX 1962).

Chez tous les *Lemur*, sauf *L. catta*, le scrotum est couvert de poils. L'ouverture de l'urètre est verticale et l'extrémité du baculum est simple. Chez *L. macaco* et *L. fulvus*, le gland du pénis porte une garniture d'écailles très petites à l'extrémité, et de plus en plus grosses au fur et à mesure que l'on s'approche de la base; il y a, de plus, 5 ou 6 grosses épines insérées en anneau à la base du gland (fig. 74) (PETTER ROUSSEAUX 1962).

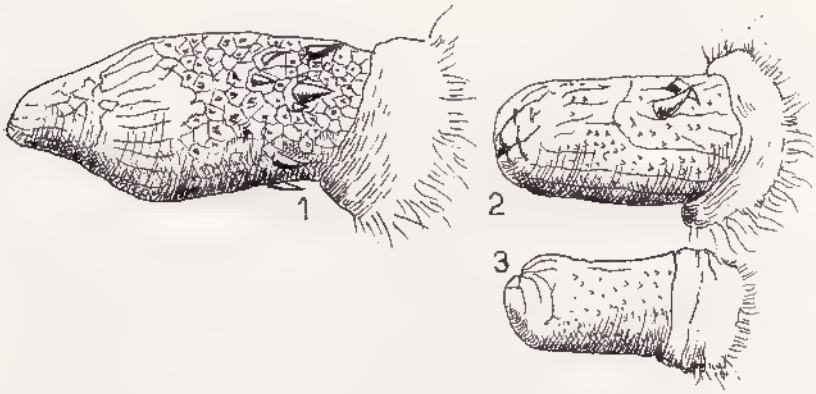


Fig. 74, pénis de *Lemur fulvus* (1), *Avahi laniger* (2) et *Lepilemur edwardsi* (3).

Les testicules sont contenus dans un scrotum postpénien, la queue de l'épididyme est plus importante que la tête mais beaucoup moins que le testicule lui-même, les vésicules séminales sont allongées, relativement minces et recourbées.

Source : MNHN, Paris

La région génitale femelle présente, comme chez tous les Lémuriens malgaches, un clitoris assez développé. L'orifice génital s'ouvre à la base, mais il est fermé chez le jeune. Cet orifice s'ouvre au moment de la maturité sexuelle, mais en période de repos il reste peu apparent (Petter-Rousseaux 1962). Un petit os clitoridien a été décrit chez *L. mongoz* (Pehrson 1914).

(*b*) *Cycles sexuels.* — Des variations de volume des testicules ont été observées chez *L. fulvus* au cours de l'année (Hill 1953), mais ces observations sont encore trop imprécises et ne sont pas confirmées chez cette espèce par des études histologiques.

Chez le mâle de *Lemur catta*, l'activité génitale a pu être déterminée par l'étude histologique des biopsies testiculaires réparties tout au long de l'année (Andriamiandra et Rumpler 1968). Elle évolue parallèlement à celle de la femelle.

L'existence d'une périodicité saisonnière dans l'activité génitale des *Lemur* femelles a été observée en captivité sur différentes espèces et sous-espèces.

La période d'activité génitale, déterminée par l'étude de frottis vaginaux hebdomadaires, est relativement courte. A Tananarive, elle s'étend sur trois mois, de mai à août, et comprend deux ou trois cycles œstriens. Chaque cycle est de 25 à 45 jours. La moyenne trouvée chez *L. catta* par Evans et Goy sur 17 cycles est de 39,3 jours.

Chez la femelle de *Lemur catta*, la durée moyenne d'un œstrus est de 3 à 7 jours (Jolly 1966; Evans et Goy 1968). Plusieurs follicules arrivent à maturation bien qu'un seul soit pondu comme le démontre l'étude de biopsies ovariennes effectuées à différents moments du cycle. Pendant cette même période, l'épithélium vaginal est épais, pavimenteux, stratifié mais non kératinisé (Andriamiandra et Rumpler 1968).

Pendant la période de repos, l'épithélium est mince, bistratifié et comprend de nombreux mucocytes.

Selon Jolly 1966, chez *Lemur catta*, pendant l'œstrus, la région génitale enfle sur 1 à 3 cm de long, avec une zone centrale claire puis de plus en plus rose. Sur 9 femelles observées dans une troupe par Jolly, 4 ou 5 montrèrent une coloration rose de cette zone, trois ou quatre semaines avant la semaine des accouplements.

Les *Lemur macaco* et *fulvus* s'accouplent d'avril à juin (voir : relations interindividuelles). Leur gestation dure entre quatre mois et quatre mois et demi (Geoffroy et Cuvier 1824; Hill 1953; Petter-Rousseaux 1962; Jolly 1966; Buettner Janusch 1970). Une durée de 120 à 135 jours a été déterminée pour *L. catta* par Evans et Goy (1968).

A Madagascar, les naissances ont lieu d'août à novembre (Zuckermann 1953; Millot 1952; Paulian 1955; Petter-Rousseaux 1962) et l'on remarque entre Madagascar d'une part, et l'hémisphère Nord d'autre part, la même inversion des périodes que celle que nous avons constatée pour les *Cheirogaleinae*. Il n'y a généralement qu'un jeune, mais on remarque assez fréquemment la naissance de jumeaux. Selon des chiffres empruntés à Zuckermann (1953) :

— A Giza, sur 91 naissances, il y a eu 1 fois 3 jeunes et 3 fois 2 jeunes;

— A Londres, sur 71 naissances, il y a eu 7 fois 2 jeunes.

Source : MNHN, Paris

Dans l'élevage de Tananarive, sur de très nombreuses naissances de Lémurs observées, il n'y a eu qu'une fois 3 jeunes, ce qui est donc tout à fait exceptionnel.

A Brunoy, sur 7 naissances de *L. f. albifrons*, il y a eu deux fois 2 jeunes.

Le jeune, contrairement à celui des Cheirogales et Microcèbes, est assez développé à la naissance; il est couvert de poils, a les yeux ouverts et est capable de s'accrocher très fortement au pelage de la mère. Chez les *L. macaco* et *fulvus*, il s'enroule en ceinture autour de son ventre. Chez *L. catta*, le jeune s'agrippe aussi sur le ventre de sa mère, mais l'axe de son corps reste parallèle à celui de la mère. La raison de cette particularité est probablement (Sussman 1972) en relation avec le comportement plus terrestre de cette espèce. Le jeune *Lemur catta* se tient de même à un stade précoce sur le dos de sa mère.

Chez les *Lemur*, la maturité sexuelle semble être atteinte à l'âge de 2 ans, mais les jeunes ne se reproduisent cependant pas avant la troisième saison de reproduction qui suit leur naissance.

6) Moyens d'intercommunications.

A - *Signaux auditifs.*

(1) *Lemur macaco* (fig. 75) et (2) *Lemur fulvus* (fig. 76). — Chez les *L. macaco* et l'ensemble des formes de *L. fulvus*, les émissions sonores semblent assez comparables et constituent un langage relativement riche. Leurs signaux de liaison sociale plus ou moins typiques sont difficiles à interpréter.

Ronronnements. — Une sorte de ronronnement de bien-être très caractéristique est lié au léchage réciproque. D'intensité et de durée variables, il est émis en général par séries successives en fonction de la force du léchage.

Chez un *Lemur* adulte apprivoisé, on obtient facilement l'émission de ce ronronnement par simple caresse. C'est un même type de ronronnement que l'on remarque chez le jeune lorsqu'il est léché par un adulte ou quand on le caresse, s'il est apprivoisé.

(*a*) *Cris de contact et de recherche du contact.*

Appel du jeune. — Il existe un signal d'appel très typique chez le jeune lorsqu'il est sur le ventre de sa mère. C'est une succession de petits grognements brefs, « cot-cot-cot » que l'on peut interpréter comme des sortes de contact sonores avec la mère. Ce cri est parfois mélangé ou suivi par de faibles « oum » souvent répétés plusieurs fois et qu'on peut plus précisément interpréter comme de vrais appels, le jeune cherchant alors, par exemple, à atteindre la mamelle de sa mère. La mère est en général très sensible à ces cris et interrompt son activité pour s'occuper du jeune.

Cris de « salutation ». — Chez les *Lemur fulvus*, les contacts rapprochés sont fréquents et il existe une émission typique, sorte de « salutation de reconnaissance », lors de l'approche et du léchage de 2 animaux appartenant au même groupe. On peut la comparer à des sortes de gloussements qui se succèdent rapidement. Lorsque l'excitation est à son paroxisme, ces gloussements peuvent être précédés d'un autre, plus aigu et plus intense. Ils ont été bien décrits par Andrew (1963).

Source : MNHN, Paris

Ils sont accompagnés par un léchage rapide et les 2 animaux adoptent généralement à cette occasion une posture tête bêche, chacun passant un bras sur le dos de l'autre, tandis que la tête penchée vers le bas, ils se lèchent mutuellement le ventre.

Un tel gloussement est aussi émis par un animal apprivoisé dont on s'approche. Il accompagne le léchage. Si cet animal est éloigné, il peut émettre ces cris à distance en sortant rythmiquement la langue, la tête tendue vers l'observateur.

Cri d'appel. — Un adulte isolé émet un cri caractéristique assez faible, sorte de « kiou » sonore suivant un « onomb » prolongé ou parfois un « omb » redoublé. Des signaux similaires sont aussi émis continuellement par le juvénile séparé du groupe. Ce cri est une sorte de « craeee » prolongé ressemblant à une plainte dont la fréquence monte légèrement. Des adultes peuvent y répondre par des cris d'alarme ou par des cris de « reconnaissance » qui semblent avoir un effet calmant.

(*b*) *Cris de liaisons sonores.*

Signaux de cohésion. — Les individus d'un groupe en déplacement rapide émettent sans arrêt des sortes de grognements faibles, « on », assez fort. La cadence de ces grognements est variable, et on peut souvent, sans voir les animaux, en les écoutant simplement, se faire une idée de leur vitesse de déplacement ou de la difficulté d'un passage. Par exemple, les « on » sont émis toutes les secondes avant un saut, ils cessent pendant que l'animal se prépare à sauter puis reprennent brusquement à cadence plus rapide juste après le saut.

Signaux de « reconnaissance ». — Un autre cri très fréquent de *Lemur fulvus* et *Lemur macaco* consiste en une série de grognements graves, forts, et prolongés qui, bien qu'en plus graves, ressemblent parfois à un cri du canard domestique. Son intensité et son intonation sont assez variables. Il est le plus souvent émis par un seul individu à la fois, généralement un mâle, rarement une femelle mais parfois aussi par plusieurs. La forme la plus longue de ce cri est un « meueu meueu meueum meume meume meume me », émis calmement par des animaux au repos.

On l'entend de temps en temps dans la journée, quand on reste longuement près d'un groupe au repos. Un mâle sort soudain de sa torpeur pour émettre ce grognement, et souvent un autre individu proche lui répond par un cri semblable, parfois écourté, ou même par un simple grognement. Il nous a semblé que notre arrivée dans le voisinage d'un groupe assez familier était souvent marquée par ce signal. Cependant ce cri est généralement émis quand d'autres Lémurs se déplacent dans le voisinage du groupe au repos.

C'est lors de la rencontre de deux groupes qu'on l'entend le plus souvent. Il est alors mêlé à plusieurs autres signaux sonores, et se trouve plus ou moins réduit ou précipité, suivant l'état d'excitation des animaux.

Signaux territoriaux. — Ces signaux sont très voisins des cris d'alarme puissants. Ils sont cependant moins aigus, plus prolongés et leur intensité faiblit progressivement à la fin de l'émission au lieu de s'amplifier : « creeeeeee ». Ces cris s'entendent le soir tard, alors que les animaux ont regagné leur dortoir nocturne et qu'aucune cause apparente de trouble n'intervient. Ce long cri, poussé à l'unisson par une troupe

Source : MNHN, Paris

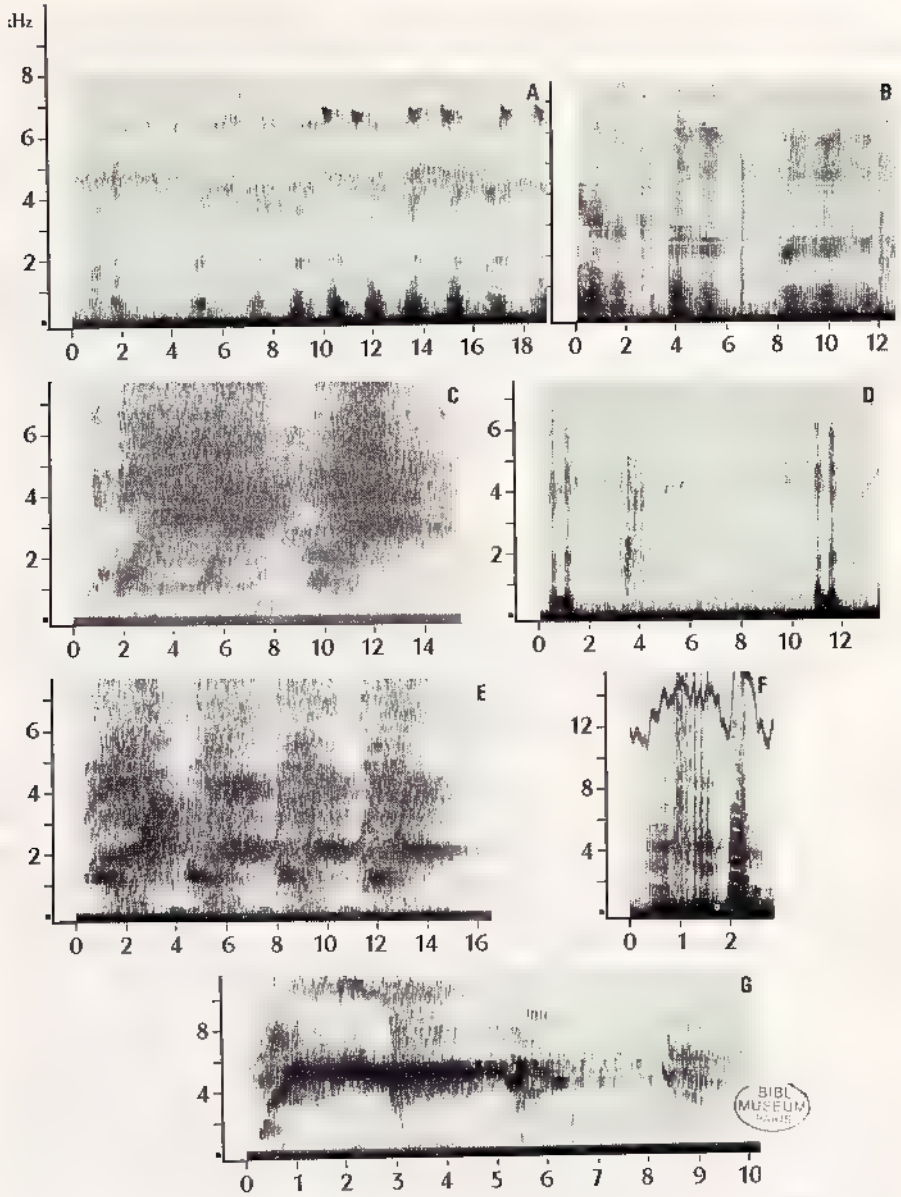


Fig. 75, *Lemur macaco*, *L. rubriventer* et *L. coronatus*.

A. : Grognements de cohésion émis par un *L. macaco* au cours d'un saut. Le rythme des grognements s'accélère (grognements séparés de 0,15 sec environ) à l'arrivée du saut. Le rythme redeviendra normal (grognements séparés d'environ 0,3 sec) après une dizaine de grognements accélérés (8 000 *Wide* V.n.)

B : *Lemur macaco*. Grognements prolongés et émis en séries rythmées. Leur rôle a probablement un effet calmant (8 000 *Wide* V.n.).

C : Signal émis à l'unisson dans une situation d'alarme forte par un groupe de 3 *Lemur macaco*, « crouiiiiii » puissant suivi d'un autre « crouiiii » moins fort terminant une série de 2 ou 3 « crou » brefs préparant la synchronisation (8 000 *Wide* V.n.).

Source : MNHN, Paris

importante d'animaux, s'entend de très loin dans la forêt. Généralement d'autres signaux semblables sont émis par d'autres groupes dans d'autres points de la forêt et font penser à un écho, ce qui suggère un rôle de signalisation territoriale. Ce cri se répète environ toutes les deux ou trois minutes pendant plus ou moins longtemps : nous l'avons souvent entendu, entre 18 et 19 heures, parfois beaucoup plus tard,

(*c*) *Cris d'alarme.*

Alarme légère. — Lors du dérangement d'un groupe, si la cause du trouble persiste, et même si le danger n'est pas pressant, les animaux s'excitent d'abord mutuellement par des grognements plus forts et saccadés que les grognements de cohésion.

Alarme forte. — Lorsque l'alarme est sérieuse, les grognements deviennent, en passant par de nombreux intermédiaires, de plus en plus forts, puis soudain, toute la troupe pousse avec ensemble un cri puissant, sorte de « crou-crou-crouou-crouiiiiiiii » qui s'amplifie vers la fin. Ce cri est repris, suivant le degré de dérangement, toutes les 2 à 5 secondes. Entre-temps, les animaux grognent sans arrêt et continuent à balancer latéralement la queue, signal visuel de l'excitation. En fait, seule la fin du cri est parfaitement à l'unisson. Le début semble avoir pour rôle de préparer tous les animaux à crier ensemble, et c'est le plus excité qui commence et se fait imiter par les autres. Il n'y parvient d'ailleurs pas toujours; souvent, cependant, quand l'excitation est forte et générale, son rôle d'initiateur est difficile à remarquer.

En captivité, ce cri est facile à déclencher, surtout le matin et le soir pendant les périodes de plus grande activité, même chez les animaux familiarisés avec l'homme. Il correspond à un certain degré d'excitation qu'il est simple de provoquer en imitant pendant un certain moment le sifflement d'un rapace. Quand les cages contenant d'autres espèces de *Lemur* et de Propithèques se trouvent à proximité, chaque espèce reprend au même moment une sorte de cri homologue. En forêt, ce signal particulier s'entend toujours lors de la rencontre de deux groupes ou, surtout dans la soirée, lors de la réunion de plusieurs groupes dans leur lieu de rassemblement noctrune.

Plusieurs variantes de ce cri, dont l'interprétation n'est pas toujours facile, ont été notées à diverses occasions.

D : Grognement normal enregistré de très près. On distingue nettement une structure en deux parties qui fait rapprocher ce type de cri du « codot » des *Hapalemur griseus* (8 000 *Wide* V.n.).

E : Chez *L. rubriventer*, les signaux d'alarme forte émis à l'unisson sont en général plus brefs, plus aigus et ont un rythme plus rapide que ceux des *L. macaco* et *fulvus*.

F : Type de grognement, semble-t-il particulier à *L. rubriventer*, traduisant l'inquiétude ou l'isolement d'un individu. A l'oreille, ce signal ressemble un peu au « Ron-Tsit » de *Daubentonia*. Généralement deux grognements à structure identique mais à durée variable se suivent de 0,6 à 0,8 sec d'intervalle (16 000 *Wide* V.n.).

G : Signal émis à l'unisson par des *L. coronatus*, « cuiiiiiiii ». A l'oreille, il paraît plus pur et plus aigu que le signal homologue des *L. fulvus* ou *macaco* (16 000 *Wide* V.n.). Il est suivi de deux grognements dont l'intensité décroît et que l'on peut imiter par la syllabe « ciot ».

Source : MNHN, Paris

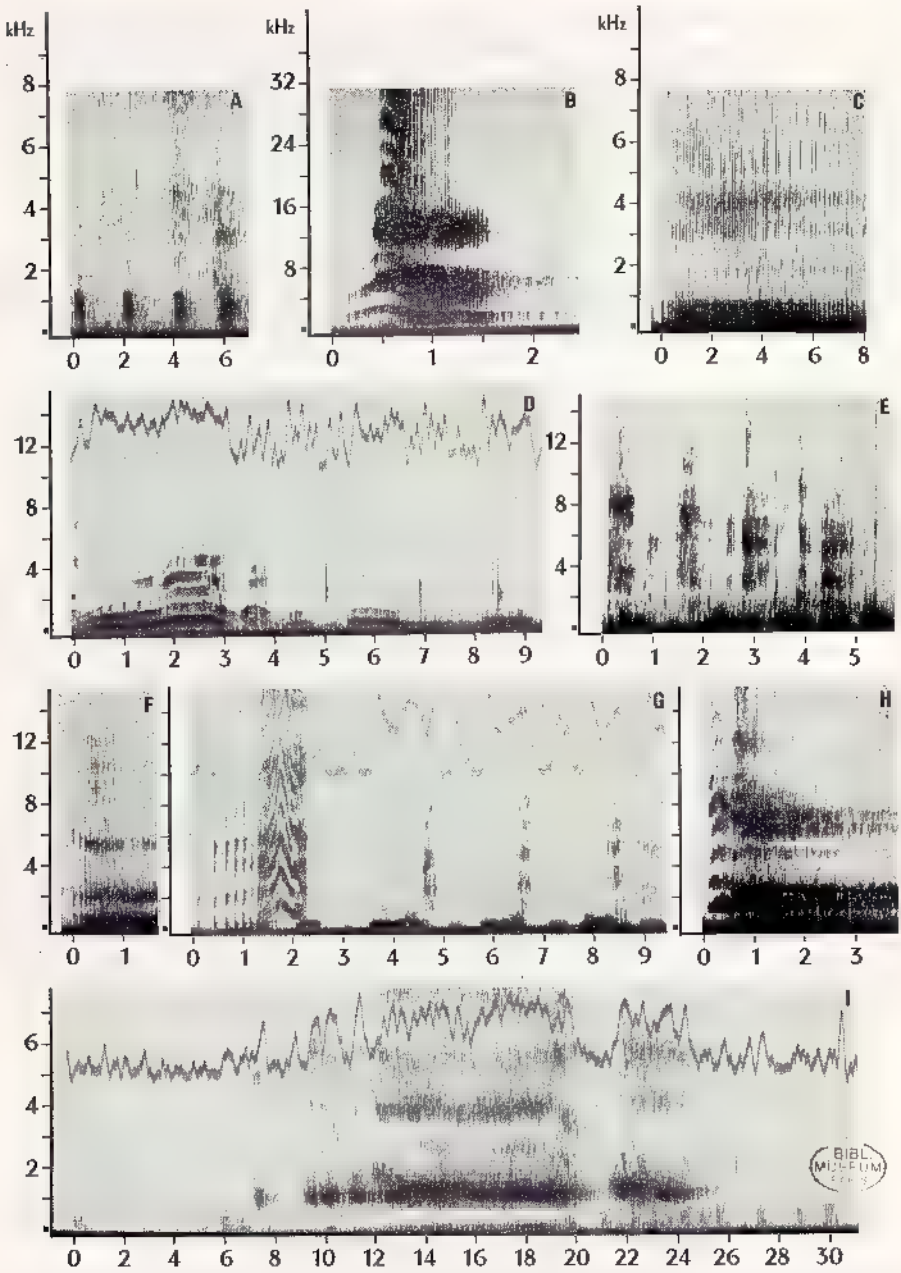


Fig. 76, *Lemur fulvus*.

A : Grognements rapides d'un jeune *L. f. albifrons* (début d'excitation devant une situation anormale) entraînant la réponse d'un adulte (grognement F). (8 000 *Wide* V.n.).

B : Les grognements d'un jeune *L. f. albifrons* séparé de sa mère peuvent s'accélérer et être suivis d'un ou deux cris aigus tels que celui-ci, qui ont pour résultat d'attirer l'intérêt de tout le groupe (16 000 *Wide* V/2).

C : Ronronnement d'un *L. f. albifrons* adulte faisant l'objet d'un grooming (8 000 *Wide* V.n.).

Source : MNHN, Paris

(*d*) *Cris de refus de contact.*

Signaux de menace. — Une séquence sonore spéciale caractérise le comportement d'intimidation du mâle dominant lorsqu'il se trouve au milieu d'un groupe. En captivité, lorsqu'un observateur s'approche du groupe, le mâle dominant vient à sa rencontre, présente ses canines en renversant la tête dans la posture typique de menace puis rompt bruquement le contact. C'est alors qu'il émet une succession de cris en plainte montante et chevrotante, suivie de 4 ou 5 grognements se succédant de façon assez régulière : « oe ai oe ooo ».

Aboiements. — Lors d'une menace soudaine ou d'une situation interprétée comme telle, les animaux émettent parfois des grognements forts, sortes d'aboiements rauques et brefs qui alertent tout le groupe et qui peuvent dégénérer en cris d'alarme.

(*e*) *Signaux de détresse.*

Lorsqu'il est séparé de sa mère, le jeune est très bruyant. Il émet des plaintes aiguës que l'on peut interpréter comme des signaux de détresse.

Dans les poursuites et les batailles entre individus appartenant à deux groupes, l'individu poursuivi, qu'il soit mâle ou femelle, peut émettre des cris aigus et prolongés quand il est acculé, mais ce signal peut être aussi l'expression d'une colère d'un individu très excité en face d'un groupe voisin dont il est séparé par un grillage. Cette émission de détresse semble stopper momentanément le combat lorsque les animaux se poursuivent agressivement.

(3) *Lemur mongoz* (fig. 77). — Les *Lemur mongoz*, les plus petits du genre, ne deviennent actifs qu'à la nuit tombée. Ils peuvent alors se mêler aux groupes de *Lemur fulvus* qui poursuivent parfois leur activité crépusculaire une partie de la nuit.

Les manifestations sonores de *L. mongoz* sont assez différentes de celles de *Lemur fulvus* (Petter 1962; Tattersall 1975).

(*a*) *Cris de contact et de recherche du contact.*

Cri du jeune et réponse des adultes. — Le jeune émet un cri d'appel discret, sorte de « oum » lorsqu'il est sur le ventre de sa mère. Les adultes répondent souvent par une sorte de ronflement grave « ararar ».

D : Signal d'intimidation émis par un mâle *L. f. albifrons* lorsqu'il se retire brusquement après avoir montré ses canines dans une posture agressive. L'ensemble du cri peut être imité par les syllabes « oooai-oe-o-o-o » (16 000 *Wide* V.n.).

E : Succession de grognements accompagnant le léchage lors de la rencontre amicale de 2 animaux (peut se traduire par « cha-on-ch-on-ch-on-ch-on » (16 000 *Wide* V.n.)

F : Grognement typique d'un adulte *L.f. albifrons.*

G : Cri de « salutation » chez *L. f. albifrons.* Signal traduisant la sympathie d'un animal pour un autre et comprenant typiquement un cri aigu et des sortes de gloussements suivis de « coups de langue » rapides souvent faits dans le vide (16 000 *Wide* V.n.).

H : Cri d'appel d'un *L. f. albifrons* isolé du groupe (16 000 *Wide* V.n.).

I : Alarme forte de *Lemur f. fulvus.* Ce cri, dont une partie est émise à peu près à l'unisson par tous les animaux d'un groupe, est généralement précédé de grognements (ici à 0 et 0,6 sec) et comprend des sortes de « crou » se succédant rapidement (ici à peu près à 0,75, 0,95, 1 1, 1) et un long « crouiiiii » suivi d'un « croui » final (8 000 *Wide* V.n.).

Source : MNHN, Paris

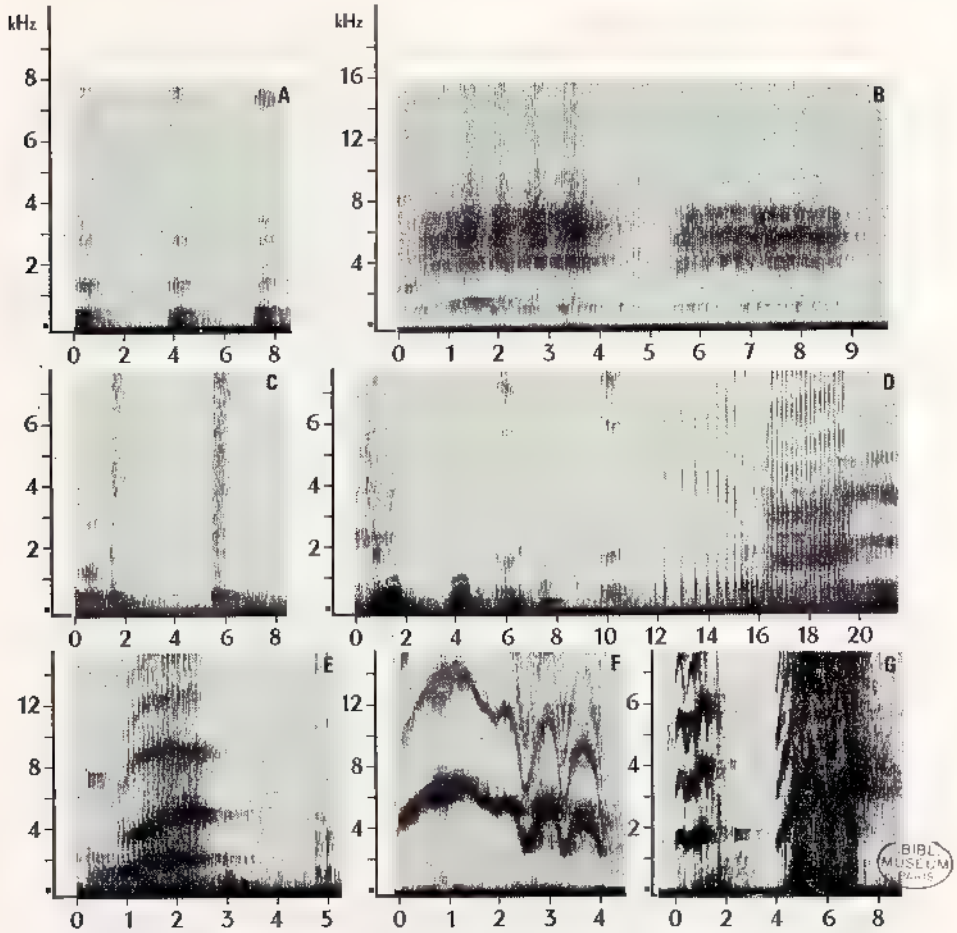


Fig. 77, *Lemur mongoz*.

A : Grognement rapide d'alerte devant un Tanrec (8 000 *Wide* V.n.).

B : Signal d'alerte forte « Kreeeeeeee » homologue du « Crouiii... » des *L. fulvus* mais le cri des *L. mongoz* paraît à l'oreille beaucoup plus tremblé et régulier.

C : Les deux séquences figurées ici sont aussi précédées de grognements et d'ébauches de cri permettant la synchronisation et sont suivis de 2 ou 3 cris plus brefs dont l'intensité va en décroissant (16 000 *Wide* V.n.) (La bande de fréquence 0,5 KHz, sur le sonogramme B, correspond à un cri de Perroquet).

D : Lors d'une alerte moyenne, les grognements sont souvent entremêlés de souffllements brefs ressemblant à des éternuements (8 000 *Wide* V.n.). Le jeune séparé de sa mère émet des petits « oum » brefs (sur la figure à 0,2, 0,4 et 0,8) auxquels les adultes répondent par des grognements brefs (comme à 0,6 et 0,10 sec) et des grognements prolongés et tremblés. Sur la figure, l'émission de l'un des parents (de 0,12 à 0,20) est suivie par celle de l'autre (0,20 à 0,22). (8 000 *Wide* V.n.).

E : Grognement caractéristique des *L. mongoz* ressemblant à un grognement de cochon (il est ici suivi du « oum » du jeune) (8 000 *Wide* V.n.).

F et G : Cris de détresse émis par le jeune séparé de sa mère. Les deux premiers correspondent à des plaintes modulées, le dernier est un cri aigu très sonore (8 000 *Wide* V.n.).

Source : MNHN, Paris

(*b*) *Cris de liaisons sonores.*

Signaux de cohésion. — Grognements faibles.

Lorsqu'ils se déplacent, les *Lemur mongoz* émettent fréquemment de faibles grognements, sortes de « on » que l'on peut interpréter comme des signaux de cohésion.

Grognements « de cochon ». — Lors d'une excitation plus intense, les « on » répétés peuvent être entrecoupés de grognements prolongés, sortes de « greeee » assez puissants ressemblant un peu à des grognements de cochon.

Ils peuvent aussi être entrecoupés d'« éternuements » formant un bruit blanc couvrant tout le spectre de fréquences.

(*c*) *Cris d'alarme.*

Alarme légère. — Lors d'une alarme légère, les grognements de cohésion s'accélèrent et deviennent plus nets.

Alarme forte. — Après une série de grognements d'alarme, tout le groupe peut, dans le cas d'excitation extrême, émettre à l'unisson un cri assez aigu et prolongé, sorte de « creeeeeeeee » entrecoupant les grognements. Ce cri ressemble à celui émis dans les mêmes conditions par les *Lemur fulvus* et *macaco* mais en plus aigu.

(*d*) *Cris de refus de contact.*

Bien que ces Lémurs soient souvent moins agressifs que les autres, chez quelques animaux très excités, un comportement d'intimidation comparable à celui décrit pour *Lemur fulvus* peut être présenté, le plus souvent par la femelle. Cette dernière semble nettement plus intolérante vis-à-vis des autres femelles que ne le sont les *L. fulvus*. Les cris émis sont alors comparables à ceux des *L. fulvus*.

(*e*) *Cris de détresse.*

Les *Lemur mongoz* émettent des cris de détresse très aigus lorsqu'on les capture ou lors de combats en captivité.

(4) *Lemur coronatus* (fig. 75). — Longtemps considéré comme une sous-espèce de *Lemur mongoz*, *Lemur coronatus* est en fait plus proche de *Lemur fulvus*, dont il partage les habitudes. Ses communications sonores se rapprochent beaucoup de celles de *Lemur fulvus*.

Les grognements d'alarme sont cependant plus aigus et ressemblent à des sortes de « ciot » répétés.

Les cris d'alarme à l'unisson sont aussi plus aigus et souvent plus brefs que ceux de *Lemur fulvus*. Ils sont parfois suivis d'un grondement « ro-arr » prolongé que nous n'avons pas enregistré chez *L. fulvus*.

(5) *Lemur rubriventer* (fig. 75). — Ce Lémur semble assez proche des *Hapalemur* et des *Lemur mongoz* pour sa structure sociale. C'est une espèce très discrète et encore assez mal connue.

Ses grognements d'alarme normaux sont très semblables à ceux de *Lemur fulvus* mais il émet aussi, souvent après quelques grognements normaux, un grognement spécial à 2 temps, sorte de « gre-ii », ressemblant un peu au grognement de *Daubentonia*. Seule, la 2e partie est sonore et de durée variable.

Source : MNHN, Paris

Ce cri peut être variable en intensité. Il caractérise une alerte moyenne. Si l'alerte devient plus intense, les animaux émettent en chœur une série de cris aigus, homologues du « crouiiii » des Lémurs, mais plus brefs et répétés 5 à 6 fois, ce qui rappelle un peu le rythme des aboiements de *Lemur catta.*

(6) *Lemur catta* (fig. 78). — Ce *Lemur* est le plus grégaire, puisque les troupes dépassent parfois 45 individus; il occupe un territoire très étendu (SUSSMAN 1973). Son répertoire vocal assez vaste est très différent de celui des autres Lémurs. Il a surtout été étudié par JOLLY (1966) et comprend de très nombreuses vocalisations intermédiaires entre les cris typiques, ce qui reflète la plus grande complexité des relations sociales.

(*a*) *Cris de contact et de recherche du contact.*

Ronronnement. — Comme chez les autres Lémurs, le jeune ronronne lorsque la mère le lèche. Ce ronronnement se manifeste aussi chez les adultes lors des séances de grooming.

Le jeune peut émettre aussi des petits cris aigus lorsqu'il se trouve dans une situation inconfortable. L'attention de la mère est alors immédiatement attirée.

(*b*) *Cris de liaisons sonores.*

Grognements de cohésion. — Des grognements faibles, successifs, à rythme rapide (*clicks* de JOLLY) initient et accompagnent généralement les déplacements de la troupe.

Signaux de cohésion. — Avant leur déplacement, les individus d'un groupe émettent souvent aussi des sortes de plaines douces ressemblant à de faibles miaulements (*me* de JOLLY) et des miaulements plus sonores en deux syllabes (*me-ow* de JOLLY).

Lorsqu'un groupe est suffisamment dérangé pour qu'il se disperse, les animaux restent en liaison sonore aussi par de faibles miaulements répétés très fréquemment et des miaulements sonores. JOLLY a ainsi remarqué que lorsqu'elle quittait un groupe après une longue observation, les animaux émettaient un doux miaulement en chœur correspondant probablement à un cri de contact qui lui était destiné.

Signaux territoriaux. — A certaines occasions, nous avons interprété les longues plaintes (classées dans les signaux d'alarme) comme des signaux intergroupes, à signification territoriale. JOLLY les décrit comme des *loud clear calls in two syllabes with a Yodeler's break, up or down in pitch, between.*

Pendant l'émission du cri, la tête est relevée et la bouche gonflée dirigée en l'air (avec la gorge elle augmente la résonance du cri). Comme l'a observé pour la première fois JOLLY, ce cri est émis par les mâles généralement quand la troupe s'installe pour la nuit. Un mâle de chaque troupe hurle juste avant de s'endormir. Pendant la saison de reproduction cependant, comme ont pu l'entendre tous les observateurs, les animaux hurlent beaucoup plus souvent pendant le jour et, selon JOLLY, pendant la nuit jusqu'à minuit toutes les heures. Quand un mâle s'arrête, un autre mâle du groupe reprend, puis un troisième et les femelles et juvéniles miaulent. Le même concert est repris de loin en loin par d'autres groupes.

Comme le fait remarquer JOLLY, ce type de cri est très comparable à celui des Indris; il peut avoir pour fonction d'informer du lieu de sommeil, de la présence

Source : MNHN, Paris

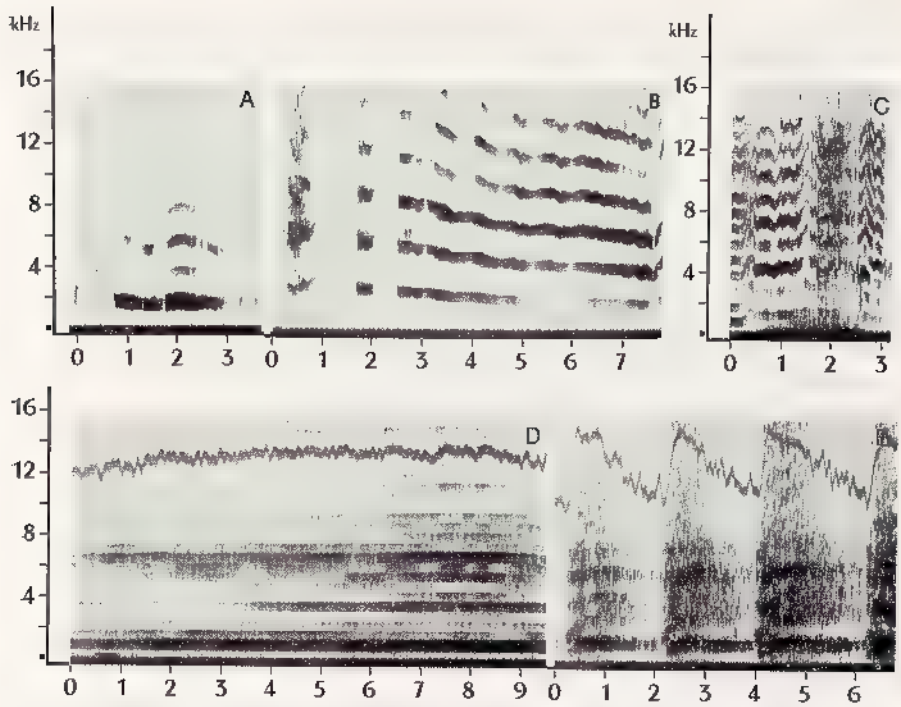


Fig. 78, *Lemur catta*.

A : Plainte faible émise par le jeune (16 000 *Wide* V.n.).

B : Plainte faible et modulée (paraissant très aiguë à l'oreille), émise par le mâle au milieu de sortes de ronflements lors d'une diffusion d'odeur par battement de la queue au-dessus de la tête (16 000 *Wide* V.n.).

C : La même plainte qu'en B devenant une sorte de miaulement entremêlé de ronflements dans la même situation. Le mâle présente à cette occasion une mimique et un comportement agressifs très caractéristiques (16 000 *Wide* V.n.).

D : Plainte puissante et prolongée émise de façon synchronisée par plusieurs individus d'un groupe de *L. catta*. Ce cri, précédé par des grognements, correspond généralement à une alerte forte et peut durer de 1 à 2 sec puis être repris plusieurs fois (6 à 10) à des intervalles d'environ 2 sec au début et de plus en plus rapidement par la suite tout en devenant plus aigu, plus fort et plus rauque. Puis l'intensité décroît. Dans certains cas sa fréquence peut être modulée. A l'oreille, on perçoit souvent des renforcements périodiques d'intensité, faisant ressembler le cri aux pleurs d'un bébé en rage répétant des « non » successifs.

E : Série d'aboiements « oua oua oua... », émis de façon synchronisée (ici 3 d'une série de 6) et accompagnant souvent les plaintes précédentes dans le cas d'une excitation plus forte lors d'une alerte due ici au cri d'un rapace (16 000 *Wide* V.n.).

du mâle dans la troupe, mais c'est probablement aussi un cri de contact dérivé du *me-ow* et auquel les femelles répondent aussi par des miaulements en chœur. Selon Jolly, ce cri peut être entendu à 1 km de distance et, s'il est émis dans une zone centrale de la réserve de Barenty, par exemple, il peut être entendu par au moins 8 à 10 autres groupes.

Source : MNHN, Paris

(*c*) *Cris d'alarme.*

Alarme faible. — Un léger dérangement entraîne l'émission de faibles grognements (*clicks*) qui peuvent s'intensifier et entraîner une réaction d'alarme plus importante si le trouble persiste. Les animaux sont alors dans la posture typique de tous les Lémurs. Ils regardent fixement, la tête plus bas que les épaules, la cause du dérangement qui est généralement sur le sol.

Alarme moyenne. — Si l'alerte devient plus sérieuse, les grognements s'intensifient et deviennent plus rapides (environ 2 par seconde). La queue est agitée latéralement avec le même rythme. Les grognements se transforment progressivement en grognements forts émis par bouffées. L'animal alerté fixe la cause du trouble. Les autres suivent alors son regard et l'imitent ou non. A un niveau d'excitation supérieur, l'ensemble du groupe réagit par des aboiements faibles qui peuvent se renforcer et se succéder régulièrement, formant des « oua » « oua » bien séparés et émis en chœur par plusieurs individus, en séries de 3 à 8.

Comme le signale Jolly, les membres du groupe peuvent se mettre à aboyer même s'ils n'ont pas vu la raison du trouble.

Ces cris sont homologues des « crouiiii » d'alarme des Lémurs. Ils sont aussi déclenchés par l'arrivée ou les cris d'un rapace ou, en captivité, par « entraînement » quand les *Lemur*, les *Propithecus* ou les *Varecia* émettent leurs cris puissants de signification homologue.

Ces aboiements peuvent accompagner des plaintes puissantes (décrites plus haut) émises par les mâles.

Alarme forte. — Dans le cas d'une alerte forte, des aboiements peuvent être mêlés ou suivis de cris aigus et puissants (*shriek* de Jolly). Ils sont souvent émis par plusieurs individus, avec ensemble, généralement lors de l'arrivée d'un rapace. Comme l'a remarqué Jolly (1966), ils sont généralement déclenchés par la silhouette d'un rapace volant bas, plus rarement s'il vole haut ou si c'est un avion. Dans ce dernier cas, ils sont nerveux et crient plus facilement si les Propithèques aboient non loin.

Pendant le cri, selon Jolly, les coins de la bouche sont complètement tirés en arrière. Si l'alarme est plus précise, les animaux se glissent immédiatement dans le feuillage le plus dense pour se cacher. Un *Gymnogenys* observé par Jolly déclencha, lors d'un premier passage à proximité d'un groupe, des miaulements de contact et le déplacement des animaux vers des buissons. Un deuxième passage fut accompagné de nouveaux miaulements. Lors de cinq autres passages les animaux ont émis des cris aigus pendant que des Propithèques aboyaient au voisinage. L'oiseau frôla les buissons, les Lémurs restèrent cachés quelques minutes après son départ. Cet oiseau peut certainement, comme le signale Jolly, tuer un adulte et saisir facilement un juvénile.

(*d*) *Cris de refus de contact.*

Grognements rapides. — Des sortes de grognements rapides ou de crachements (*spat calls* de Jolly) peuvent être émis lors d'une rencontre de deux animaux agressifs.

Grincements aigus et ronflement. — Un mâle manifeste son agressivité par des signaux visuels et par des sortes de faibles grincements aigus et entremêlés de « ronflements ».

Source : MNHN, Paris

Ces « grincements », lorsqu'ils ne sont pas mêlés de « ronflements », peuvent avoir une allure de plainte aiguë, assez pure et prolongée, dont le ton descend. Parfois, on n'entend qu'une partie de la plainte, comme des « ou » au milieu des ronflements ou un « on » très grave. Ces cris sont généralement émis par les mâles, dans les manifestations de dominance. En captivité, on les entend fréquemment lors de réactions agressives dirigées vers un observateur non familier. Ils sont alors associés au marquage de la queue, à son balancement au-dessus de la tête et à des attaques, ce qui rappelle le comportement d'*Hapalemur griseus*.

(*e*) *Cris de détresse.*

Des cris aigus, très perçants, identiques à ceux émis en face des prédateurs ailés, peuvent être entendus lors de batailles ou lorsqu'on saisit un animal captif. Une sorte de plainte, fortement modulée, émise parfois par le jeune lorsque sa mère le porte ou lorsqu'on tente de l'arracher de sa fourrure, peut être interprétée aussi comme un cri de détresse.

B - *Signaux olfactifs.* Le sens olfactif des *Lemur* semble très développé. Ils flairent fréquemment tout ce qui les entoure, détectent même ainsi, comme nous l'avons vu, la maturité des fruits.

(1) *Lemur macaco* et (2) *Lemur fulvus.* — Ces *Lemur* ont un comportement de marquage très important. Il est plus développé chez les mâles que chez les femelles et ne se manifeste nettement que chez les animaux adultes. On observe plusieurs types de marquage :

Par la région génito-anale. C'est le plus fréquemment observé. On le rencontre chez les mâles et les femelles de toutes les sous-espèces. L'animal frotte sa région génito-anale avec un mouvement de va-et-vient, se mettant parfois en équilibre sur ses membres antérieurs, la zone anale s'appuyant contre les objets qui l'entourent. Ce marquage est plus important chez les mâles que chez les femelles. Il constitue probablement un signe de dominance car c'est toujours le mâle paraissant le plus fort qui marque ainsi les autres, les femelles ou les jeunes. Dans la nature, ce comportement entraîne souvent des réactions agressives.

Macroscopiquement, la région de marquage anale (Montana, Yasuda et Ellis 1961; Rumpler et Odon 1970) se présente chez les mâles comme une surface rosée et glabre de 8 à 10 cm de diamètre, avec de nombreux plissements. Chez les femelles cette surface est réduite d'environ un tiers, sauf chez les *L. macaco* femelles où elle est presque inexistante. Sur des préparations histologiques on trouve, au niveau de cette zone glabre, de gros acini sébacés et des glandes sudoripares contournées apocrines, situées dans le derme et l'hypoderme. Les glandes sébacées forment la couche la plus superficielle; les glandes sudoripares sont en situation plus profonde. Les glandes sébacées sont plus développées que les glandes sudoripares, mais à la périphérie de cette zone, les glandes sudoripares deviennent plus nombreuses et les acini sébacés plus réduits. Chez les femelles, les éléments glandulaires sont en général moins développés que chez les mâles.

Les *L. macaco* et *L. fulvus* mâles ont un scrotum couvert de poils mais les sécrétions de l'épithélium glandulaire les imprègnent en permanence et ils servent souvent de pinceau pour le marquage.

Source : MNHN, Paris

Les femelles présentent également des glandes sébacées bien développées sur les faces latérales et postérieures du clitoris et dans l'épaisseur des petites et des grandes lèvres. Elles marquent activement ce qui les entoure en y frottant leurs régions clitoridienne et vulvaire.

Les marquages par la région génito-anale sont beaucoup plus abondants pendant les périodes d'excitation sexuelle. Les mâles cherchent alors presque constamment à marquer les femelles ou les zones où elles se sont assises.

Par la région du poignet et par la paume. Chez les *L. macaco* et *fulvus* on n'observe pas de glandes brachiales ou antébrachiales nettes comme chez les *L. catta*. Mais un comportement rappelant celui de *L. catta* (voir plus loin) a été observé chez les mâles de *L. macaco* et notamment chez certains mâles de *L. f. rufus* qui frottent la région antéro-interne de leur poignet ou la paume contre les objets de faible diamètre. Ce comportement ne semble pas exister chez les femelles de *L. macaco* et des différentes sous-espèces de *L. fulvus*. Pour ce faire, l'animal frotte longuement les objets à marquer dans un mouvement de va-et-vient souple et rapide pouvant se répéter pendant une quinzaine de secondes. Il semble que, le plus souvent, seule la paume de la main soit frottée, parfois pendant très longtemps, généralement dans le sens du poignet vers les doigts et inversement. Quelques exemples montrent aussi qu'elle peut être frottée latéralement, parfois même la main étant presque fermée sur une petite branche. Pour marquer des objets plus fins, tels que les mailles du grillage, l'animal n'utilise que ses doigts.

Ce mode de marquage diffère cependant nettement de celui de *L. catta* qui frotte ses glandes antébrachiales et ses éperons cornés dans un seul mouvement de va-et-vient énergique. Ce comportement est le plus souvent caractéristique des moments de forte excitation sexuelle ou de colère, et dans la nature, il a été très souvent observé surtout en mai et avril, assez peu en novembre.

Ce comportement a été vu fréquemment le matin très tôt ou le soir tard, quand un groupe était rassemblé ou lors de la rencontre avec un autre groupe.

Macroscopiquement, chez *L. macaco* on ne trouve pas de différenciation identique à celle de *L. catta*. Au niveau des poignets, on remarque parfois une zone cutanée dénudée, légèrement granuleuse, de faible étendue. Histologiquement, on y observe des glandes sudoripares et des acini sébacés annexés aux poils en proportion sensiblement égale. Les femelles, bien que ne frottant pas leurs poignets, présentent la même structure histologique de cette région.

La région palmaire comporte un grand nombre de glandes sudoripares écrines contournées comme chez tous les Primates.

Par le sommet de la tête. Le troisième mode de marquage se rencontre chez *L. macaco* et toutes les sous-espèces de *L. fulvus*. L'animal frotte à plusieurs reprises le dessus de sa tête contre le sol ou une grosse branche qu'il a le plus souvent marquée avec sa région anale et sur laquelle on remarque des traces d'urine. Il peut aussi frotter ainsi sa tête sur ses excréments. Ce marquage ne se manifeste pas toujours mais est vu pendant les périodes de forte excitation. Il semble plus fréquent en captivité que dans la nature, car dans ce cas les fèces, comme l'urine, tombent généralement sur le sol de la forêt. Certains mâles le font cependant très souvent en liberté avec de l'urine déposée sur les grosses branches et présentent une petite tonsure sur le sommet de la tête (Film : J.-J. et A. Petter, 1959, Lémuriens de Madagascar).

Source : MNHN, Paris

La structure histologique de cette région ne montre pas de formations particulières. On y trouve seulement des glandes sébacées annexées aux poils et des glandes sudoripares, un peu plus abondantes que dans les autres régions du corps (Montagna, Yasuda et Ellis 1961).

(3) *Lemur mongoz.* — Ce *Lemur* semble aussi avoir un comportement de marquage très semblable à celui de *L. fulvus.* Certains mâles en captivité ont un comportement de marquage très actif par tous les modes possibles. Certains peuvent avoir même le dessus de la tête avec les poils collés en permanence par l'urine et les excréments dont ils l'enduisent. Les femelles ne semblent jamais marquer de cette façon. Selon les observations de terrain de Tattersall (1975), faites en juillet, sur 26 observations de marquage, dix correspondaient à des rencontres entre groupes (c'était même alors l'activité principale des animaux), huit à des arrêts en cours de déplacement, cinq à un début d'activité à la tombée de la nuit ou à l'arrivée à un arbre où ils allaient manger.

Dans un cas, une femelle fut observée en train de marquer juste avant une copulation et le mâle marqua l'endroit immédiatement après.

Dans 19 cas au moins sur 26, les marquages étaient le fait des mâles; 4 de ces marquages ont été faits avec la tête.

(4) *Lemur coronatus.* — Le comportement de marquage que nous avons observé sur ce *Lemur* dans la Montagne d'Ambre nous a paru très comparable à celui de *L. fulvus.*

(5) *Lemur rubriventer.* — Cette espèce possède des glandes anales très développées, mais du fait de sa rareté, aucune observation n'a encore été faite sur son comportement de marquage.

(6) *Lemur catta.* — Les *Lemur catta* possèdent toute une série de différenciations cutanées servant au marquage. On peut ainsi distinguer les glandes de « marquage » scrotales, clitoridiennes, génito-anales et celles du membre supérieur.

Ces Lémurs ne semblent pratiquement pas utiliser leurs fèces ou leur urine pour le marquage. Aucune observation ne montre l'usage du sommet de la tête à la manière des *L. macaco* ou *fulvus.* Souvent, comme le signale Jolly (1966) une troupe dérangée vient uriner et déféquer au-dessus de l'observateur. Nous avons aussi fréquemment observé ce comportement chez les autres espèces de *Lemur.*

Glandes génito-anales. — La peau du scrotum de *L. catta* est un épithélium glandulaire presque glabre. Chez cette dernière espèce, il est en effet dépourvu de poils sur sa plus grande partie et porte une surface ovalaire très plissée située directement après l'insertion de la verge sur le scrotum : c'est la zone de marquage scrotale. Histologiquement cette zone est caractérisée par la richesse en glandes sébacées qui forment une couche continue dans le derme. Les glandes les plus volumineuses se trouvent dans la région centrale de cette zone.

Chez les deux sexes, le marquage génital est fréquent. Les animaux, après avoir flairé une petite branche ou le départ d'une fourche, se retournent et la marquent longuement. Dans la position la plus typique pendant ce marquage,

Source : MNHN, Paris

l'animal se tient debout sur ses quatre pattes sur une branche horizontale ou sur le sol et relève au maximum son train arrière en l'appuyant contre le support qu'il veut marquer. Il y frotte alors à deux ou trois reprises, avec des gestes lents et mesurés, de haut en bas sur 2 à 3 cm, soit la peau du scrotum, soit le clitoris. Souvent plusieurs animaux, excités probablement par la même odeur, marquent le même endroit successivement.

Nous n'avons jamais observé de *L. catta* mâle cherchant à marquer une femelle avec des sécrétions des glandes scrotales, type de marquage pourtant fréquent chez les *Lemur macaco* et *fulvus*, aussi bien dans la nature qu'en captivité.

Mâles et femelles présentent, en outre, des glandes sébacées bien développées autour de l'anus, analogues à celles des autres Lémurs et il est souvent difficile de distinguer s'il y a participation de ces glandes dans les marquages génitaux.

Glandes du membre antérieur. — Il existe chez *Lemur catta* deux zones glandulaires sur le membre antérieur où l'on distingue des glandes brachiales et des glandes antébrachiales.

La glande brachiale située à la face antérieure du bras (fig. 79), à proximité de l'articulation sterno-humérale n'existe que chez le mâle (Pocock 1918; Montagna 1962; Rumpler et Andriamiandra 1968). C'est une glande sébacée volumineuse, multilobulaire. Sa forme est ovoïde avec un grand axe situé dans le prolongement du bras. Son diamètre le plus grand peut atteindre 3,5 cm. Elle est recouverte par le pelage de l'animal sauf au niveau de son abouchement à l'extérieur. Là, la peau est glabre et présente souvent une surélévation rappelant l'aspect d'un mamelon, ce qui avait fait croire aux anciens auteurs qu'il s'agissait d'une mamelle surnuméraire en position brachiale. A la pression de la glande, le produit de sécrétion s'en échappe avec un aspect vermiforme. La couleur en est brun foncé et l'odeur très forte. Histologiquement, cette formation est constituée par une série de lobules sébacés souvent volumineux qui s'ouvrent dans une cavité centrale où s'accumule le produit

Fig. 79, *Lemur catta* — Eperon corné et glande de l'avant-bras.

Source : MNHN, Paris

de sécrétion. Cette cavité centrale s'ouvre à l'extérieur par un fin pertuis situé au sommet de la glande. C'est un caractère sexuel secondaire, car cette formation reste rudimentaire chez le jeune mâle et n'atteint un plein développement qu'à la puberté.

Chez la femelle, à la place de la glande brachiale, existe une petite surélévation cutanée de quelques millimètres de diamètre; centrée par 5 à 6 poils plus volumineux et plus colorés que ceux du reste du pelage qui la recouvre : la papille brachiale. Habituellement cette papille est constituée par du tissu conjonctif. Chez certaines femelles, son diamètre et son épaisseur peuvent augmenter consécutivement à une prolifération de cellules sébacées, mais son diamètre ne dépasse cependant pas 1 cm et elle ne prend jamais la structure de la glande brachiale. Sous l'action des hormones mâles on peut encore augmenter le volume de cette néoformation qui prend alors un aspect kystique.

Des injections de testostérone et des expériences de castration chez le mâle ont confirmé ce fait (Andriamiandra et Rumpler 1968). L'injection d'hormones chez la femelle fait apparaître dès la seconde semaine du traitement une masse indurée sous-cutanée à la place qu'occupe la glande chez le mâle.

Chez l'une des femelles traitées, cette glande a atteint un volume peu différent de celui observé chez les mâles témoins. Chez le mâle, cette glande diminue de volume après castration (Andriamiandra et Rumpler 1968).

La glande antébrachiale (fig. 80) (Montagna 1962; Rumpler et Andriamiandra 1968), présente dans les deux sexes, est une formation ovalaire située à la face antéro-interne de l'avant-bras et recouverte par une zone glabre de la peau. Sa taille est réduite chez la femelle, mais chez le mâle elle atteint celle d'une amande et surélève très fortement le tégument. En position interne par rapport à cette glande, le mâle présente un éperon corné. Exceptionnellement, la femelle peut en avoir un, mais toujours de taille réduite. Cette glande est subdivisée en une série de logettes où cheminent des glandes sudoripares holomérocrines, très contournées. Elle s'abouche à l'extérieur par un canalicule de diamètre réduit. Chez le mâle les glandes sudoripares sont plus actives et plus volumineuses que chez la femelle.

Dans les espaces situés entre les tubes sudoripares et les cloisons conjonctives on trouve, chez le mâle, des cellules dont le rôle est encore inconnu : les *cellules interstitielles*. Ce sont des cellules d'environ 20 microns, contenant dans leur cytoplasme des inclusions en croissant ou hexagonales. Au microscope électronique ces inclusions hexagonales se sont révélées être des éléments du réticulum lisse régulièrement disposés formant des paracristaux. Chez la femelle ces cellules interstitielles sont le plus souvent remplacées par des cellules rappelant des adipocytes bien que contenant des inclusions hexagonales.

Chez le mâle la castration entraîne une rapide diminution du volume de cette glande. Le manque de testostérone semble avoir une action nette sur les éléments sudoripares de la glande qui régressent, mais il ne semble pas en être de même pour les cellules interstitielles.

Deux sortes de comportements particulièrement originaux sont liés à l'existence de ces formations glandulaires :

Source : MNHN, Paris

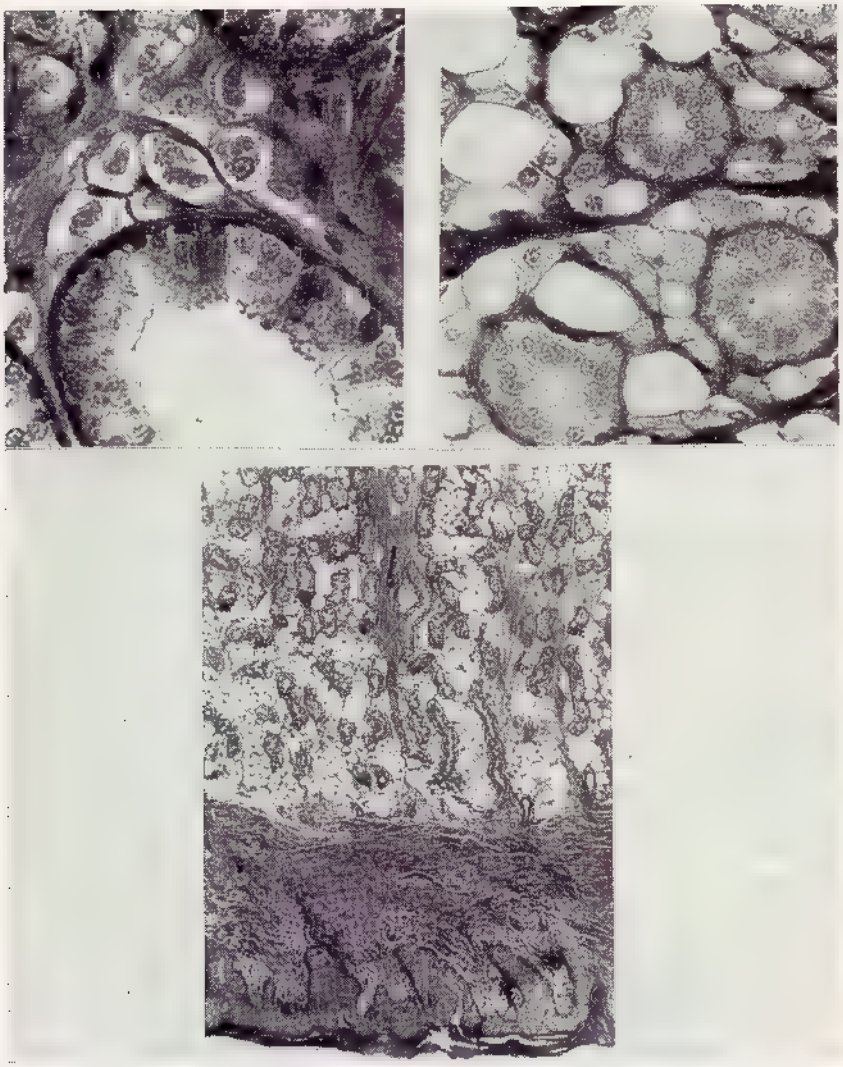


Fig. 80, Glande antébrachiale de *Lemur catta*. — En bas, microphotographie d'une coupe à travers la glande antébrachiale d'une femelle, montrant les glandes sudoripares séparées par de nombreux adipocytes. — En haut à gauche, grossissement fort de la coupe à travers la glande antébrachiale d'un *L. catta* femelle. — En haut à droite, grossissement fort de la coupe à travers la glande antébrachiale d'un *L. catta* mâle montrant la présence des « cellules interstitielles » et de leurs inclusions.

Un premier type de comportement peut être assimilé à un véritable « marquage » d'un objet (branche, feuille, morceau d'écorce...) (film : Le marquage chez *L. catta*, Petter, 1960). Il est pratiqué surtout par les mâles.

L'animal ramasse, par exemple, une feuille en la serrant des deux mains, puis, se tenant en position assise, ramène d'un mouvement brusque un coude après l'autre vers la ligne médiane du corps en laissant glisser sa main sur la feuille.

Source : MNHN, Paris

Les *Lemur* effectuent généralement ce marquage sur des supports fixes, rameau ou petite branche (fig. 81). Par le mouvement des bras, ils arrivent ainsi à frotter leur zone glandulaire sur tout le pourtour du rameau.

Fig. 81, *Lemur catta* s'apprêtant à marquer un petit arbre.

Source : MNHN, Paris

Ce marquage est généralement assez brutal, l'animal pouvant faire, avec son éperon corné, des scarifications dans l'écorce visibles à plusieurs mètres (SCHILLING 1976). Comme le fait remarquer JOLLY (1966), ces gestes peuvent aussi certainement être interprétés comme des signaux devenus secondairement visuels.

Souvent avant le marquage, par un geste rapide mettant l'avant-bras en contact étroit avec le bras, les deux glandes brachiale et antébrachiale sont frottées l'une sur l'autre. JOLLY (1966) a observé des jeunes mâles, dès l'âge de 6 mois, tenant ainsi des brindilles comme pour les marquer.

Un deuxième type de comportement lié à ces glandes existe aussi chez le mâle. Il fait intervenir aussi la queue (fig. 82). Dans sa position typique, l'animal est assis ou dressé sur les pattes arrière, avec la queue ramenée en avant entre les

Fig. 82, *Lemur catta* mâle frottant les sécrétions de ses glandes de marquage sur sa queue.

Source : MNHN, Paris

Fig. 83, *Lemur catta* mâle flairant une trace de marquage de la femelle.

jambes. Il met d'abord en contact deux ou trois fois ses glandes branchiale et antébrachiale par de rapides mouvements du poignet vers la poitrine, tandis que l'avant-bras est étroitement replié sur le bras, puis il saisit sa queue entre ses poignets en la tirant vers lui à plusieurs reprises, imprégnant ainsi soigneusement les poils avec les sécrétions.

Lorsqu'il effectue ces gestes, le *Lemur* est toujours très excité. Il se tient face à un autre qu'il fixe (ou souvent face à un observateur lorsqu'il s'agit d'animaux captifs). Son expression se transforme : sa lèvre supérieure se tend et recouvre les canines, ce qui donne au museau un aspect carré. Ses oreilles sont souvent plaquées sur le crâne. Il se relève ensuite sur les quatre pattes et l'extrémité de sa queue dressée au-dessus de son dos vient lui taper rythmiquement sur la tête. Selon Jolly (1966), l'odeur est ainsi envoyée en avant. L'animal se trouve d'ailleurs toujours alors en face d'un autre, même si celui-ci est à plus de trois mètres. Le mâle vers lequel l'odeur est envoyée grogne de façon agressive et fuit. La femelle, au contraire, grogne et donne une gifle au marqueur.

Source : MNHN, Paris

Un combat d'odeur est, comme le décrit JOLLY, une longue série de marquages avec des frottements et des mouvements de queue effectués par deux mâles face à face, situés entre 3 et 10 m l'un de l'autre. Ils marquent l'un après l'autre. Parfois, les queues ondulent ensemble. Le mâle le plus agressif avance progressivement tandis que l'autre recule. Le premier arrive ainsi à « remarquer » les branches que l'autre avait marquées. Une telle bataille, selon JOLLY, peut durer de 10 minutes à 1 heure. Pendant un combat de 50 minutes, l'un des deux mâles marqua les branches 29 fois, l'autre 14. Le premier fit onduler sa queue à 7 reprises, l'autre seulement 2 fois. Le premier avança 5 fois et supplanta l'autre 12 fois, tandis que l'autre approcha le premier 6 fois et ne le supplanta qu'une fois.

Comme le décrit JOLLY, entre les manifestations actives, pendant ces combats, les animaux mâchonnent, baillent et se nettoient de façon exagérée, ce qui pourrait être une réponse à des stimuli olfactifs.

Il existe donc chez les *Lemur*, qui sont les Lémuriens montrant le maximum de complication dans leur vie sociale, un éventail de possibilités de « marquage » assez large dont malheureusement une partie de la signification nous échappe. Il semble que chez eux il y ait en quelque sorte un gradient d'utilisation de zones cutanées de plus en plus vaste ou de moyens divers en fonction de leur excitation (sexuelle, territoriale ou agressive), un animal hyperexcité pouvant, au moindre trouble, déployer une activité de « marquage » considérable en utilisant, comme nous l'avons vu, jusqu'à ses excréments dont il enduit les poils de sa tête pour marquer ses voisins. A ce niveau, il n'est plus possible de distinguer l'utilisation précise d'une glande ou d'une autre dans un but déterminé.

Les *Lemur*, d'une façon générale, ont une forte odeur (on peut ainsi détecter souvent leur présence sans les voir en parcourant une forêt), mais les mâles sentent particulièrement fort dans les périodes d'excitation. Leur scrotum, dont les poils sont imprégnés de sécrétion, est alors tout luisant.

Ces différentes sécrétions ont certainement pour rôle d'informer sur l'état physiologique des animaux, mais permettent aussi probablement de reconnaître à l'odeur les différents individus d'un groupe.

Diverses expériences (HARRINGTON 1973) réalisées en laissant s'imprégner de l'odeur d'un animal un tampon de gaze laissé dans sa cage, et le présentant ensuite à d'autres individus, ont permis de montrer, en observant la fréquence de la réaction de flairage de l'animal à qui la marque odorante était présentée, qu'un *Lemur* était nettement capable de distinguer, à l'odeur, un individu d'un autre et que son attention était nettement plus attirée par l'odeur d'un tampon de gaze imprégné de l'odeur d'un mâle.

D'autres expériences du même auteur pour tenter de déterminer s'il y avait distinction de la part d'un animal d'autres individus appartenant à diverses sous-espèces *(L. f. fulvus*, *L. f. rufus* et *L. f. albifrons)* ont été apparemment négatives. Il faudrait poursuivre ce type d'expériences avec des sous-espèces plus différentes au point de vue génétique et d'autres espèces de Lémuriens, et il serait intéressant surtout de pouvoir isoler les sécrétions des différentes glandes pour observer leur effet.

SIMONS (1962), HARRINGTON (1973) et SCHILLING (1976) insistent aussi sur l'importance du *grooming* (qui est en fait, chez les Lémurs, une sorte de grattage par les dents et de léchage) comme « marquage » par la salive et reconnaissance par l'odeur et le goût des individus d'un groupe.

Source : MNHN, Paris

C - *Signaux visuels* (fig. 84 et 85). On remarque chez les *Lemur* un assez grand développement de la signalisation visuelle. Ces signaux ont une signification dans les relations du groupe avec le monde extérieur, particulièrement dans les cas d'alerte. Les animaux d'un groupe s'observent en effet très fréquemment entre eux et certains de leurs cris ont probablement pour rôle essentiel d'attirer l'attention des autres. La position du corps, le sens du regard de l'individu qui donne l'alerte, orientent la position et le regard des autres. Les mouvements en balancier de la queue, accompagnant les grognements, indiquent le degré d'excitation.

Fig. 84, *Lemur fulvus albifrons* — Plis du visage montrant les possibilités de communication visuelle à l'intérieur d'un groupe.

Ces signaux visuels ont aussi une signification à l'intérieur du groupe. On distingue ainsi des postures de dominance et de soumission. Chez *Lemur fulvus* par exemple la position agressive du mâle est très typique : il regarde fixement, la tête légèrement relevée avec le museau plissé et les canines supérieures bien visibles. Il existe en outre des postures de menace de la part de la femelle, des attitudes décidées ou hésitantes, etc.

Chez *Lemur catta*, la plus hiérarchisée des espèces de *Lemur*, la position du corps et la mimique sont rendues plus visibles par la couleur contrastée du pelage.

Source : MNHN, Paris

Bolvig (1952) a ainsi décrit des mouvements faciaux (aplatissement des poils autour des yeux et position de la lèvre supérieure), des mouvements en relation avec l'usage des glandes de marquage et des mouvements divers du corps durant l'attaque ou les contacts.

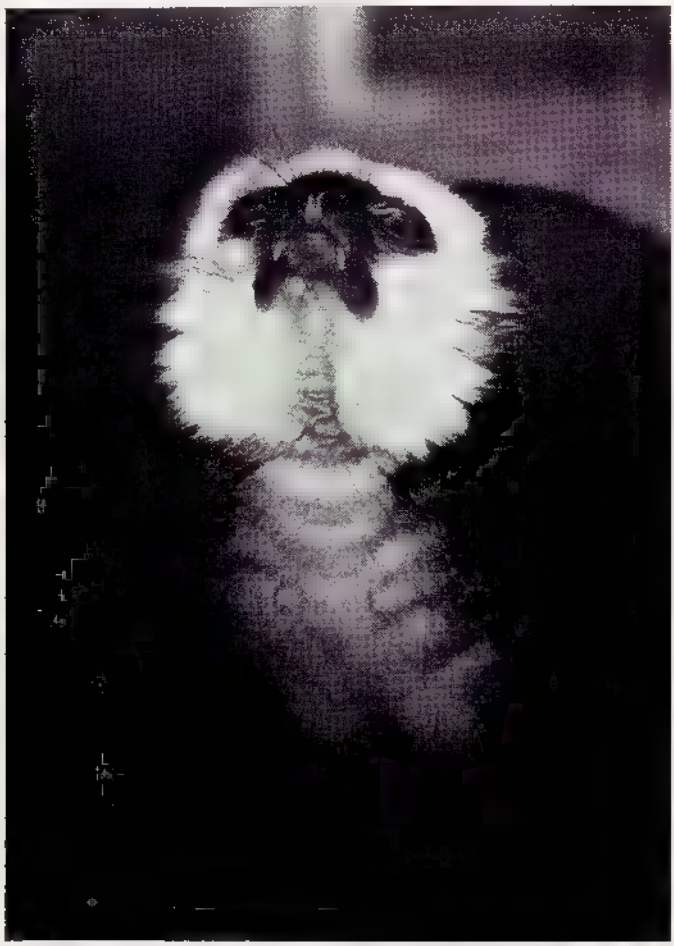


Fig. 85, *Lemur fulvus albifrons*. — Attitude agressive typique d'un mâle dominant.

Andrew (1963 et 1964) a décrit la fixité du regard dans l'attitude de menace le relèvement de la tête dans les manifestations de confiance, son abaissement dans une attitude de repos, lors des manifestations de soumission et tous les mouvements de la bouche accompagnant les vocalisations. Tous ces signaux visuels semblent plus marqués chez *Lemur catta* que chez les autres espèces avec aussi plus de signaux intermédiaires.

Les rictus grimaçants, particulièrement marqués chez *Lemur catta*, sont interprétés par Andrew (1963) comme dérivés d'une réponse primitive de rejet d'une

Source : MNHN, Paris

nourriture ou d'une odeur mauvaise. En effet, un *Lemur catta* grimace quand il flaire des marques odorantes ou quand il est agressé par un supérieur. Le début du miaulement est aussi accompagné d'une grimace.

Comme le signale JOLLY (1966), des mouvements de mâchonnement, qui semblent associés à la grimace, apparaissent pendant les combats d'odeur ou quand un animal flaire l'odeur de certains Insectes. Nous avons aussi remarqué, chez *L. catta*, comme d'ailleurs chez les autres espèces, toutes les grimaces accompagnant des mouvements de marquage divers lors du flairage d'un oignon.

JOLLY décrit les marques visuelles de la dominance : un animal dominant fixe un dominé qui ferme alors en partie les yeux ou regarde ailleurs; ou bien le dominant marche sans hésiter vers un autre qui l'évite. Dans les contacts rapprochés, par exemple dans les relations d'une femelle avec son jeune, un animal peut déplacer un autre en le poussant fortement avec le bout de son museau ou en faisant simplement le geste.

Le geste agressif le plus connu chez *L. catta* est la gifle sur la tête de l'autre. Comme le souligne JOLLY, les ongles de *L. catta* sont longs et pointus et très capables de griffer. On s'en rend souvent compte d'ailleurs en approchant à travers les barreaux un *L. catta* captif. Pendant la saison de reproduction, dans les disputes, la gifle est suivie de l'arrachage d'une touffe de poils. Une poursuite et des sauts agressifs peuvent marquer une querelle plus aiguë. Il y a alors souvent des blessures graves infligées par les canines longues et coupantes. JOLLY décrit des batailles où des animaux s'affrontent sur le sol, bondissant l'un sur l'autre, les bras tendus et cherchant chacun à retomber sur le dos de l'autre pour le blesser avec ses canines dans la meilleure position.

Durant la progression sur le sol, tous les animaux ont en permanence la queue dressée et il n'est pas rare de les repérer par ce signal visuel dans la végétation sèche qui recouvre le sol de la forêt. Ce signal s'ajoute aux signaux de cohésion auditifs. De temps en temps un animal se dresse sur ses pattes arrière pour mieux s'assurer de la présence des autres par la vue de leur queue. Ce signal est aussi très visible quand les animaux se déplacent en courant et sautant sur les branches.

Selon JOLLY (1966), les marques de la queue sont aussi très nettement visibles durant la nuit. Elles sont reconnaissables, quelle que soit l'orientation de l'animal.

Malgré cette abondance de signaux visuels, l'attention aux détails visuels semble, dans certains cas, moins fine chez cette espèce que chez les Propithèques; en effet, comme le remarque JOLLY, s'ils sont très prompts à reconnaître un observateur en mouvement, ils peuvent cependant s'approcher, sans le repérer, beaucoup plus près que les Propithèques, d'un observateur immobile (nous avons souvent fait la même remarque à propos des *Lemur fulvus*).

7) VIE SOCIALE.

Composition des groupes. — Les *Lemur* sont presque partout chassés par l'homme. Ils sont très souvent mangés par les bûcherons et il est de plus en plus difficile de trouver des populations normales. Presque partout, la densité est artificiellement modifiée et le nombre des groupes et leur importance sont réduits.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

(1) *Lemur macaco* et (2) *Lemur fulvus*. — Les *L. macaco* et *fulvus* vivent généralement dans la forêt par groupes d'une douzaine d'individus et l'on trouve dans la littérature mention de groupes allant de six à plus de dix-huit animaux (Rand 1935; Millot 1952; Paulian 1955; Petter 1962; Jolly 1966; Sussman 1972, 1973, 1974, 1975; Harrington 1975). Le soir, on voit souvent ces groupes retourner vers l'arbre dortoir d'où ils sont partis le matin. Les individus se suivent et c'est généralement une ou plusieurs femelles qui sont en tête, puis viennent les juvéniles, le mâle dominant, puis les autres. Il est rare que ces groupes entrent en contact les uns avec les autres.

Les populations de *Lemur m. macaco* que nous avons observées à Nosy Komba, ainsi que quelques autres exemples observés dans des zones protégées où les animaux pouvaient atteindre une densité élevée, par exemple à Joffreville pour *L. f. sanfordi*, permettent de remarquer, dans certains cas, des structures plus complexes.

On peut distinguer ainsi des groupes élémentaires et des rassemblements nocturnes comprenant trois ou quatre groupes élémentaires, toujours les mêmes, qui se retrouvent tous les soirs.

C'est probablement ce qui explique les si grandes différences dans l'importance des groupes qui avaient été notées par divers observateurs.

Certains de ces groupes élémentaires ont pu être observés et comptés un très grand nombre de fois à Nosy Komba au cours d'une année. Ils comprenaient de quatre à douze individus suivant les groupes; très peu de variations ont été observées dans leur structure et leur nombre au cours de l'année.

Dans notre étude réalisée en 1956 sur *L. m. macaco*, il a été possible, grâce au dimorphisme sexuel de cette espèce, d'identifier avec précision les sexes des adultes; il était, par contre, très difficile en novembre, de déterminer celui des jeunes qui, à la naissance, sont tous très foncés et ressemblent à des mâles. Pour plusieurs groupes, nous avons pu cependant préciser le sexe des jeunes en avril de l'année suivante.

Il y avait dans la composition des groupes une disproportion assez nette entre le nombre des mâles et celui des femelles, qui était presque toujours moins important. En novembre, les dix groupes observés contenaient au total, sans compter les jeunes, 50 ou 51 mâles et 35 ou 36 femelles, soit 30 % de mâles en excédent. Pour cinq groupes, dont les trois premiers et les deux derniers se réunissaient respectivement ensemble, et dont il fut possible de déterminer le sexe des jeunes, il y avait, sans les jeunes, 33 mâles et 20 ou 21 femelles et, avec les jeunes, 34 mâles et 29 femelles. Le pourcentage des mâles excédentaires passa d'environ 40 % à moins de 15 %.

Ce curieux sex-ratio à l'âge adulte ne peut guère s'expliquer que par une surmortalité des femelles. En effet, il est intéressant de remarquer que chez cette sous-espèce, les mâles prédominent nettement déjà parmi les jeunes d'un an. Ce fait est peut-être lié à des conditions locales propres à cette population un peu artificielle vivant dans une zone où la présence humaine était très visible. En effet, les observations de Sussman (1972) réalisées dans des zones plus naturelles sur *L. f. rufus* montrent au contraire une légère prédominance du nombre des femelles sur les mâles.

Les femelles de *Lemur fulvus* et *L. macaco* adultes, gardées en captivité à Tananarive, ont généralement un jeune tous les ans. C'est aussi certainement le cas

Source : MNHN, Paris

dans la nature pour les femelles adultes et la disparition des jeunes est peut-être une forme de limitation des naissances dans des cas de densité relative extrême.

Nous avons remarqué en effet chez d'autres sous-espèces, que dans les populations réduites à une faible densité, le nombre des jeunes était beaucoup plus important.

Un groupe de *L. f. sanfordi*, par exemple, observé à la Montagne d'Ambre en décembre 1967 par PEYRIERAS (comm. pers.) comprenait sept femelles dont six avaient chacune un jeune et la septième en avait deux.

La place des individus dans une progression montre une certaine hiérarchie dans l'organisation des groupes. Lors de notre étude des *L. macaco* à Nosy Komba (PETTER 1962) de nombreux comptages au cours des progressions nous ont permis de remarquer la grande régularité de la place des animaux. Une ou deux femelles sont toujours en tête. Les femelles avec jeunes sont généralement en tête de la colonne; elles sont suivies par un ou deux mâles adultes, puis par des subadultes. Sur un groupe observé fréquemment, dans presque tous ses déplacements, trois ou quatre mâles subadultes ou adultes jeunes étaient toujours en fin de colonne. Des observations effectuées sur *L. f. fulvus* nous ont aussi montré la présence d'une femelle avec jeune régulièrement à la tête d'un groupe.

(3) *Lemur mongoz.* — Les *Lemur mongoz* paraissent nettement moins communs que les *Lemur fulvus*, au moins dans la forêt de l'Ankarafantsika. Leurs mœurs discrètes et leur rythme nocturne les rendent en tout cas plus difficiles à observer.

En juillet et août, nous avons observé dans la forêt de l'Ankarafantsika, à deux ou trois reprises, des groupes au repos composés de 2 ou 3 animaux. L'un d'entre eux, qui fut dérangé sur notre demande par un grimpeur, était formé par un couple. Il est cependant difficile de compter les animaux lorsqu'ils sont cachés au milieu des lianes et d'autres animaux peuvent être à proximité sans être vus, comme c'est souvent le cas pour les *L. fulvus* au repos. Il nous a cependant semblé rencontrer, à deux reprises en décembre, des groupes plus importants en déplacement. A cause des difficultés d'observation nocturne, à cette époque, il se peut que la rencontre des *L. mongoz* avec un groupe de *L. fulvus*, comme nous l'avons vu nettement à plusieurs reprises en juillet, alors qu'il y a peu de feuillage, ait entraîné une confusion, ou qu'il s'agisse de la rencontre de deux groupes près de la limite de leur territoire. Les observations plus prolongées de TATTERSALL et SUSSMAN (1975) montrent en effet qu'au moins en juillet les *Lemur mongoz* vivent en groupe familial. Sur les cinq groupes observés de façon précise et suivis par ces auteurs,

3 comprenaient 1 mâle adulte et 1 femelle adulte;
1 — 1 mâle adulte, 1 femelle adulte et 1 femelle juvénile;
1 — 1 mâle adulte, 1 femelle adulte, 1 femelle juvénile et 1 enfant mâle.

Selon ces observations, il semble que les animaux d'un groupe restent très proches pendant leur activité. Pendant leur repos, les 2 adultes restent en contact étroit; les jeunes, cependant, se tiennent souvent à 2 ou 3 m, mais dans le même arbre.

Source : MNHN, Paris

Les déplacements des individus d'un groupe semblent très coordonnés, les mâles adultes observés par TATTERSALL et SUSSMAN ont été vus en tête du groupe 24 fois et les femelles 21 fois. Pendant leurs déplacements, ils échangent des cris de contact très fréquents.

Ce mode de groupement familial est exceptionnel chez les *Lemur*. Nos observations en captivité montrent une intolérance spéciale des femelles entre elles à l'intérieur d'une même famille. Nous n'avons ainsi pu faire cohabiter dans la même cage qu'un couple et trois de ses enfants. La femelle de trois ans s'est alors montrée très agressive envers sa mère et nous avons dû les séparer. De multiples essais de faire cohabiter plus de quatre ou cinq *Lemur mongoz* dans une même cage, même d'assez grande dimension, se sont toujours soldés par des échecs.

(4) *Lemur coronatus*. — Les *Lemur coronatus* semblent assez voisins des *Lemur fulvus* dans leur comportement social. Ils sont communs dans la région de Diégo Suarez et une étude suivie de leur vie sociale serait aussi à entreprendre. Il serait intéressant de bien distinguer les différences de comportement entre les deux espèces, *L. coronatus* et *L. f. sanfordi*, que l'on rencontre souvent en train de se nourrir dans les mêmes arbres. Il serait aussi intéressant de mieux préciser leurs caractères convergents, au moins pour certains groupes vivant dans des zones dégradées, avec les *Lemur catta* du Sud de l'île.

Les groupes que nous avons comptés en décembre et janvier avec assez de précision comprenaient :

5 animaux (4 femelles + 1 mâle);

6 animaux (2 femelles adultes + 2 femelles juvéniles + 1 mâle adulte);

7 animaux (5 femelles + 2 mâles);

10 animaux (dont 2 femelles avec jeunes + 2 femelles sans jeune + 4 animaux indéterminés);

8 animaux (2 femelles adultes + 1 femelle juvénile + 3 mâles adultes + 2 mâles jeunes).

(5) *Lemur rubriventer*. — Les observations de *Lemur rubriventer* sont rares, nous n'en avons rencontré personnellement que des groupes en déplacement, assez peu importants, que nous avons évalués à cinq ou six animaux.

(6) *Lemur catta*. — Les études de JOLLY (1966) et de SUSSMAN (1972) permettent de comparer la taille et la composition des groupes chez les *L. fulvus* et les *L. catta*. D'après les recherches, le sex-ratio des adultes dans les groupes de *L. f. rufus* et *L. catta* est semblable : il y a légèrement plus de femelles que de mâles adultes; il semble qu'il y ait proportionnellement plus de petits par an dans les groupes de *L. catta* que dans les groupes de *L. f. rufus*. Les groupes de *L. catta* sont généralement deux fois plus importants que ceux de *L. f. rufus* (la moyenne était à Berenty en 1972 de 17,3 animaux par groupe). Ces groupes se scindent donc plus tardivement et il serait intéressant de comprendre les raisons de cette différence de stabilité.

Chez les *L. catta*, la hiérarchie semble par ailleurs plus poussée que chez les *L. f. rufus* et les *Lemur m. macaco*.

L'ordre décrit par JOLLY (1966) dans une troupe de *L. catta* en déplacement est le même que celui que nous avons observé chez *L. m. macaco* avec les femelles,

Source : MNHN, Paris

les juvéniles et les mâles dominants en tête puis les mâles subordonnés en fin de la colonne. SUSSMAN (1972) a observé les mêmes faits sur les groupes qu'il a vus en déplacements. Il est probablement normal que le phénomène de « périphérisation » des mâles dominés, qui peut être interprété comme une adaptation pour la survie de l'espèce, soit plus poussé pour les *Lemur catta* dont le milieu, parfois très aride, est beaucoup moins tolérant.

Dans ces déplacements en colonne, comme le décrit JOLLY, on ne peut pas dire qu'un animal réellement dirige les autres ou décide du départ, même s'il est en tête. Occasionnellement, le groupe se scinde en deux, mais les animaux des deux sections miaulent alors les uns vers les autres et se rejoignent rapidement.

La distance entre les animaux est variable (elle est souvent plus grande entre les mâles dominants qu'entre les femelles) et les *Lemur* peuvent se nourrir à 1 mètre les uns des autres.

Des vocalisations nombreuses sont émises au moment du départ : grognements faibles, isolés ou en série et souvent on entend des échanges de plaintes.

Selon BUDNITZ et DANIS (1975), il y a cependant beaucoup de situations où il n'y a pas de *leader* net, les animaux avançant en troupe assez lâche et la tête étant occupée par plusieurs animaux; n'importe lequel peut y être, même le plus dominé. Une femelle reprend cependant la tête quand la troupe prend une direction inhabituelle ou va à la rencontre d'une autre troupe.

Des observations intéressantes ont été réalisées par JOLLY (1966) puis par SUSSMAN (1975) et surtout par BUDNITZ et DANIS (1975) sur la variation dans la composition des troupes et dans la dominance. Le comportement particulier des mâles, qui parfois vont rejoindre d'autres groupes, entraîne en effet des changements importants. Ainsi, par exemple, un groupe observé par BUDNITZ et DANIS s'est adjoint en mai 1972 quatre mâles adultes et un mâle subadulte. D'après les données recueillies par ces observateurs, il semble que les mâles aient une forte tendance à changer de groupe juste après la naissance des jeunes, en septembre-octobre. A cette période, les cris augmentent beaucoup comme l'avait déjà remarqué JOLLY (1972) dans la forêt, même pendant le jour. A cette époque, BUDNITZ et DANIS ont observé des mâles seuls et des petits groupes de deux, trois, quatre mâles en déplacement à travers la forêt. Dans un groupe spécialement observé, deux mâles de rang différent se mirent, en septembre, à s'isoler souvent du groupe et à se fréquenter régulièrement, dormant ensemble ou effectuant des toilettes réciproques. Au début d'octobre, ces deux animaux furent vus souvent se rapprochant d'un groupe voisin dont le mâle dominant les affrontait fréquemment. A partir du 22 octobre on ne les vit plus avec leur troupe, et ils se rapprochèrent du groupe voisin qui avait lui-même été quitté par plusieurs mâles. Pendant deux semaines, ils restèrent souvent en périphérie du nouveau groupe puis se rapprochèrent progressivement du centre. Le 12 février, ils y étaient intégrés.

Pendant ce temps, deux mâles avaient tenté de pénétrer dans leur ancien groupe tandis que le rang d'animaux qu'ils y dominaient jadis pendant leur présence était passé de dominé à dominant.

D'après ces observations, il semble que l'on puisse admettre qu'il existe, à cause des échanges de mâles, du moins dans la zone de Berenty où les animaux

Source : MNHN, Paris

sont particulièrement concentrés, un changement périodique dans la composition des groupes. Ces échanges ont certainement un rôle très important dans la régulation génétique des populations.

Domaine vital, territoire, densité. — Les études sur le domaine vital et le territoire ont surtout porté sur les *Lemur macaco*, les *L. fulvus* et les *L. catta* que nous envisagerons donc tout d'abord. Les quelques observations superficielles faites à la Montagne d'Ambre sur *L. coronatus* montrent une organisation sociale assez comparable, semble-t-il, à celle des *L. fulvus* et il est probable que ces espèces se rapprochent aussi dans leur comportement territorial.

Rien n'est encore connu sur *L. rubriventer*.

Lemur macaco et *Lemur fulvus*. Dans les zones de faible densité relative (c'est-à-dire le plus souvent artificiellement réduite, comme c'est le cas, du fait de la chasse, dans la plupart des forêts), le domaine vital des groupes de *Lemur macaco* et *L. fulvus* est plus ou moins vaste suivant la saison, en fonction de l'abondance des fruits, et les animaux semblent libres d'en modifier la surface en fonction des arbres à exploiter.

En suivant une troupe d'animaux, on assiste cependant parfois à la rencontre de deux groupes mais, après un échange de grognements et quelques cris, les *Lemur* s'éloignent, chaque groupe continuant dans sa direction. Il n'est cependant pas rare d'entendre au crépuscule, comme nous l'avons décrit, de grands cris poussés à l'unisson par les membres d'un groupe auquel répondent de loin en loin d'autres groupes. Il y a donc au moins des échanges de signaux sonores entre groupes.

Dans les zones à forte densité relative, où les groupes élémentaires dont nous avons parlé sont bien individualisés, comme c'était le cas par exemple dans la région d'Ambanja ou à Nosy Komba, pour *L. m. macaco*, chacun de ces groupes fréquente le jour un « domaine vital » que les animaux défendent contre l'incursion des autres (donc un « territoire » au sens classique du terme) et où ils se rendent dès le lever du soleil. Ils rentrent à la nuit tombante dans le bouquet d'arbres dortoir où ils retrouvent les autres groupes familiers sans trop de disputes. Au voisinage immédiat ou à l'intérieur du bouquet d'arbres constituant le dortoir nocturne, il ne devient plus possible, dans la pénombre, de distinguer les groupes qui, semble-t-il, se mélangent plus ou moins.

Il est intéressant de remarquer que les animaux des groupes des zones à forte densité émettent aussi au crépuscule des cris à l'unisson, auxquels semblent répondre, comme des échos, les cris d'autres grands groupes de loin en loin dans la forêt. Ces cris sont d'ailleurs généralement plus intenses et plus prolongés que ceux des groupes vivant dans les zones à plus faible densité relative.

Cette formation de petits groupes, ou probablement plutôt cette division des grands groupes, est certainement en relation avec l'existence d'une forte densité relative, proche de la densité limite, et doit permettre la survie du plus grand nombre possible d'animaux en fonction de la nourriture disponible.

Chacun de ces petits groupes, dès qu'il quitte le refuge nocturne le matin très tôt, devient intolérant pour les petits groupes voisins. Il va passer la journée dans une zone bien déterminée qu'il parcourt, et il en défend certaines limites. Les affrontements ont surtout été observés le matin tôt, ou le soir. Ils sont marqués par des cris nombreux et constitués d'essai d'invasion du territoire adverse, de reculs et de poursuites. Les animaux sont dans un état d'excitation très vif pendant 0 h 30, parfois

Source : MNHN, Paris

plus. Ils cherchent fréquemment à s'arracher les poils mais les morsures semblent rares, puis ils se calment peu à peu, chacun s'enfonçant le matin dans son territoire propre, ou se dirigeant le soir avec beaucoup de bruit vers le dortoir.

Dans ces combats, toujours difficiles à analyser, les femelles semblent toujours plus actives que les mâles. Ceux-ci, bien que très nerveux aussi, ont souvent tendance à s'isoler pour frotter leurs paumes sur un support, restant ainsi à l'écart du combat.

L'étendue du domaine vital de ces petits groupes vivant dans des zones à forte densité diffère selon les groupes, mais semble assez fixe au cours de l'année.

Suivant l'état du terrain, qui peut comprendre des zones dégradées ou au contraire contenir une plus grande abondance d'arbres exploitables, et suivant l'importance des groupes qui l'habitent, il peut avoir une superficie plus ou moins grande.

A Nosy Komba, par exemple, un groupe de 10 animaux se déplaçait sur une superficie d'environ 25 ha, 1 groupe de 13 sur environ 35 ha et 1 groupe de 6 sur environ 5 ha. Il faut préciser que ces domaines vitaux comprenaient des portions de forêts assez riches en fruits mais aussi des zones dégradées avec des Manguiers et des Arbres à pain, des zones plantées de Caféiers et d'Ylang-Ylang et de diverses autres cultures.

A cause de la chasse qui leur est faite partout, il est difficile d'avoir une idée exacte du domaine vital minimum de ces *Lemur* en forêt naturelle.

Bien que la population de *L. m. macaco* soit probablement à Nosy Komba proche de sa densité limite, en fonction de l'alimentation disponible, le « domaine vital » est certainement, dans des conditions plus naturelles, de taille inférieure à celui estimé dans une zone aussi transformée que cette île.

En tenant compte des chiffres obtenus à Nosy Komba, il faudrait estimer la densité de *Lemur macaco* à moins d'un animal pour 2 ha.

L'intérêt des études à Nosy Komba était de permettre, sur une espèce au fort dichromatisme sexuel, des observations suivies dans des conditions exceptionnelles, mais des évaluations faites dans des conditions plus naturelles mais plus difficiles, et nettement moins précises, réalisées à la Montagne d'Ambre sur *L. f. sanfordi*, à Nosy Mangabe sur *L. f. albifrons*, près de Morondava sur *L. f. rufus* et dans l'Ankarafantsika sur *L. f. fulvus*, nous permettent d'estimer la densité normale à environ 2 à 3 animaux par ha, un groupe moyen se déplaçant sur environ 3 ou 4 ha.

Lemur catta. Dans son étude comparative de *L. catta* et *L. f. rufus*, dans la forêt d'Antseranomby, Sussman (1973) arrive à des évaluations beaucoup plus considérables. Sur 10 ha, dont environ 7,5 ha sont constitués par une forêt à canopée continue, il a compté douze groupes de *L. f. rufus* (environ 112 animaux) et un groupe de *L. catta* (19 animaux). 1,5 ha étant formé de petits buissons, les *L. f. rufus* n'y allaient pas. Il y avait donc, dans cette forêt naturelle, presque 13 *Lemur f. rufus* et environ 2 *Lemur catta* à l'hectare, sans compter les 40 à 50 *Propithecus v. verreauxi* (environ 4 ou 5 à l'hectare) et l'abondante population de Lémuriens nocturnes dont 20 *Lepilemur*, 40 *Phaner*, des *Cheirogaleus medius* et des *Microcebus murinus*.

La densité animale extraordinaire de cette forêt naturelle donne une idée de la richesse exceptionnelle de certains écosystèmes de l'Ouest de Madagascar où l'homme n'est pas encore intervenu.

Source : MNHN, Paris

A Berenty, dans le Sud, dans une réserve privée comprenant environ 100 ha de forêt galerie dont 30 dégradés et 5 ha de zone à *Didierea*, JOLLY (1966) a étudié une troupe de *L. catta* qui vivait aussi sur 10 ha de forêt; une portion seulement de ce territoire était utilisée pendant 2 ou 3 jours puis les animaux changeaient de zone, visitant toute la surface en 10 jours environ. Elle évaluait la population totale de la réserve de *L. catta* à environ 350 animaux et celle de *Propithecus* à environ 200 (cette zone ne contient pas de *L. fulvus*, mais abrite comme dans l'Ouest, une abondante population de Lémuriens nocturnes). Une évaluation moyenne faite par SUSSMAN (1972) dans l'Ouest montre un taux de 233 *L. catta* au kilomètre carré et de 1 061 *L. f. rufus* au kilomètre carré.

L'intérêt des études de SUSSMAN est aussi de bien montrer les différences dans les modalités de peuplement de la forêt chez deux espèces sympatriques. Les observations recueillies montrent bien leurs différences dans la préférence pour un habitat vertical. 95 % des activités de *L. f. rufus* ont lieu dans les zones les plus élevées de la forêt et plus particulièrement au niveau de la canopée.

L. catta est par contre souvent observé à n'importe quel niveau. Il se déplace souvent sur le sol, se repose sur les petits arbres, mais dort la nuit près de la canopée. SUSSMAN a montré que les deux espèces, qu'elles soient sympatriques ou non, gardaient les mêmes habitudes et qu'une espèce ne semblait pas influencée par la présence ou l'absence de l'autre.

Ces différences entraînent aussi des particularités dans l'utilisation de l'habitat. Le chemin parcouru par les *Lemur catta* pendant la journée est toujours beaucoup plus important que celui des *L. f. rufus*.

SUSSMAN a pu évaluer les faibles déplacements d'un groupe de *L. f. rufus* au cours de la journée à environ 145 m, le plus long déplacement continu étant de 60 m. Les déplacements d'un groupe de *L. catta* pendant le même temps couvraient 920 m et les plus longs déplacements continus étaient de 270 m. Ces déplacements sont en outre plus réguliers chez *L. catta*. Les domaines vitaux occupés par les *Lemur f. rufus* sont aussi beaucoup plus restreints que ceux des *L. catta*.

A titre d'exemple, dans la forêt de Tongobato, trois groupes de *L. f. rufus* (27 animaux) vivaient sur 1 ha; dans la forêt d'Antserananomby, douze groupes (112 animaux) de *L. f. rufus* vivaient sur le même domaine vital (8,8 ha) qu'un groupe de *L. catta* (19 animaux).

L'existence de ce vaste domaine vital du *L. catta* a déjà été observée par JOLLY (1966) qui notait à Berenty un domaine de 5,7 ha pour un groupe de 15 animaux. SUSSMAN (1972), dans des évaluations dans cette même forêt, trouve un chiffre voisin (6 ha pour 1 groupe de 15). Les observations de JOLLY (1966), KLOPFER et JOLLY (1970), SUSSMAN (1972), SUSSMAN et RICHARD (1974) montrent une grande stabilité dans les limites du territoire des *Lemur catta* et des observations de JOLLY (1972), refaites six ans après, n'ont permis de constater que des changements minimes dans les territoires observés.

Ces études approfondies montrent aussi que les domaines vitaux des *L. f. rufus* peuvent se chevaucher en partie et que leurs limites sont peu défendues, tandis que les limites des domaines vitaux des groupes de *Lemur catta* sont plus précises et mieux défendues.

Source : MNHN, Paris

La comparaison du comportement des groupes de *Lemur f. rufus* et de *L. catta* (Sussman 1972) montre une plus grande fréquence de ces rencontres agressives chez ces derniers (selon Sussman, les groupes de *L. catta* et de *L. f. rufus* sont plus tolérants les uns envers les autres que s'il s'agissait de la même espèce. Ils s'ignorent même le plus souvent).

Selon les observations de Budnitz et Danis (1975), chez les *Lemur catta* le territoire semble aussi défendu surtout par les femelles. Les affrontements sont généralement le fait de deux groupes de femelles qui s'opposent avec des vocalisations diverses, mais rarement de combats réels. Les groupes sont généralement dirigés alors par les femelles dominantes. Les juvéniles les accompagnent quelquefois mais restent souvent cependant en périphérie à regarder. Les mâles arrivent en dernier et souvent restent en arrière.

La vaste dimension des domaines vitaux des groupes de *L. catta* pourrait être une adaptation à un type de nourriture beaucoup plus disséminé et moins riche, tel celui fourni par les zones semi-arides, comme cela semble aussi être le cas pour *Propithecus v. verreauxi*, selon les études de Richard (1973).

Lemur mongoz. Les quelques données recueillies sur les *L. mongoz* (Tattersall et Sussman 1975) qui est sympatrique dans la forêt de l'Ankarafantsika avec *L. f. fulvus*, sont limitées au mois de juillet, mais elles permettent cependant de penser que cette espèce, malgré une vie sociale moins complexe, a aussi un comportement territorial assez accentué. Un groupe observé de façon prolongée par ces auteurs a effectué tous ses déplacements dans un périmètre d'environ 1,15 ha; deux autres groupes vivaient en bordure et des franchissements de limites ont été observés. A différents moments de la nuit, plusieurs groupes furent ainsi observés en train de se nourrir aux mêmes sources sans se rencontrer. Des rencontres entre groupes, bien que rares, ont cependant été observées. Elles se déroulèrent de façon très semblable à celles observées chez les *L. fulvus rufus* (Sussman et Richard 1974) car elles ne furent jamais vues à l'occasion d'une défense de frontière. Elles se passaient généralement quand un groupe arrivait par hasard dans un arbre déjà occupé par un autre. Pendant cette rencontre, les animaux paraissaient très agités, les membres de chaque groupe restant à proximité les uns des autres tout en changeant constamment de position dans les arbres. Les animaux remuaient leur queue en balancier en émettant des grognements et des cris. Pendant ces rencontres, les mâles et les femelles marquaient de nombreuses branches.

Ces rencontres n'ont jamais duré plus de 4 ou 5 minutes, les deux groupes s'éloignant dans des directions opposées tout en continuant leur marquage.

Relations interindividuelles.

Relations mères-jeunes et développement du jeune (fig. 86 et 87). — Tous les jeunes sont dès la naissance portés sur le ventre des mères qui, pendant le déplacement, ne sont nullement gênées et sautent avec la même facilité que les autres. Chez *L. m. macaco* les jeunes à la naissance ont tous une couleur sombre comme les mâles adultes et leur sexe est difficile à déterminer.

Les observations faites sur des animaux captifs et dans la nature, Petter (1962), Jolly (1966), Klopfer et Klopfer (1970), Petter (1970), Sussman (1972), montrent que les jeunes *L. macaco* et *fulvus* sont peu précoces en comparaison du jeune *Hapalemur griseus* ou du jeune *L. catta*.

Source : MNHN, Paris

Fig. 86, *Lemur fulvus fulvus*, femelle, avec son jeune agrippé transversalement sur son ventre.

Le jeune *L. macaco* ou *fulvus* ne bouge qu'à l'âge de 2 semaines, alors que le jeune *L. catta* a un développement plus rapide (à l'âge de 3 jours, il bouge déjà activement sur le corps de sa mère). A cet âge, le jeune *L. catta* se tient sur le dos de sa mère. Avant l'âge de 2 semaines, il s'aventure déjà sur le dos d'une autre femelle ou d'un juvénile. A l'âge d'une semaine, le jeune *L. macaco* ou *L. fulvus* ne bouge pas encore sur le corps de sa mère. C'est seulement à l'âge d'un mois que le jeune *L. macaco* ou *L. fulvus* se tient sur le dos de sa mère et commence à avoir des contacts avec les juvéniles. A cet âge le jeune *L. catta* joue avec les juvéniles, goûte déjà à des aliments solides.

Source : MNHN, Paris

Fig. 87, *Lemur fulvus* — La femelle a deux jumeaux agrippés « en ceinture » autour de son ventre

Le jeune *L. macaco* ou *L. fulvus* ne goûte aux aliments qu'à l'âge de 49 jours.

A l'âge de 100 jours, le jeune *L. macaco* ou *L. fulvus* est encore le plus souvent avec sa mère. (Bien que sa mère s'occupe encore beaucoup de lui, le jeune *L. catta* est déjà à cet âge très mobile et mange une alimentation solide. Ensuite, il est plus souvent avec le groupe des juvéniles qu'avec sa mère).

Le jeune *L. macaco* ou *L. fulvus* tête encore jusqu'à environ 5 mois et ne devient autonome que vers l'âge de 6 mois. Il est alors le plus souvent chassé par la mère qui ne tolère plus qu'il s'agrippe à elle.

Dès qu'ils savent se déplacer un peu à côté de leur mère, les jeunes *Lemur* deviennent très joueurs. Quand ils commencent à devenir autonomes les jeunes d'un même groupe se rassemblent souvent pour dormir et jouent fréquemment ensemble.

L'âge des jeunes dans un groupe est souvent différent, l'un pouvant avoir jusqu'à 15 ou 20 jours de plus que les autres.

Source : MNHN, Paris

A l'âge de 6 mois les jeunes *L. macaco* et *fulvus* ont une taille voisine du tiers de celle des adultes. Ils suivent immédiatement la femelle au cours des déplacements. En cas de danger un jeune peut encore, pour un bref instant, s'enrouler en ceinture autour du ventre de sa mère mais celle-ci, très gênée par ce poids, le chasse généralement rapidement. Au repos il est fréquent de voir un jeune serré contre un mâle.

Approches sexuelles.

— Chez *L. macaco*, la plupart des relations entre adultes se limitent à des comportements de « marquage », et de toilettage *(grooming)* mais la fréquence de leur manifestation est variable suivant la saison.

En novembre, à Nosy Komba, un mâle *L. m. macaco* a été observé deux fois isolé du groupe dormant avec une femelle; quelques rares fois des mâles ont été vus en train de « marquer » des branches (surtout quand ils étaient excités par la présence d'un autre groupe) mais on n'observait pas à cette époque de mâle en train de « marquer » une femelle.

En avril et mai, les mâles étaient beaucoup plus actifs et très souvent un mâle et une femelle restaient ensemble, isolés du groupe pendant le repos. A cette période de l'année, les mâles étaient très excités et poursuivaient souvent des femelles, essayant malgré leur réaction de défense ou leur fuite de les « marquer » de leur sécrétion génito-anale. Ils cherchaient parfois même à se « marquer » mutuellement.

Plusieurs fois par jour, des mâles furent observés en train de « marquer » activement des branches ou de frotter leur région génito-anale sur des femelles. Des femelles venaient fréquemment aussi exciter les mâles. Parfois une femelle venait lécher un mâle endormi; à deux reprises, fut observé aussi un curieux comportement d'une femelle qui se tenait un moment immobile, les pattes raides et la queue relevée au-dessus d'un mâle couché.

Quelquefois, les femelles se défendaient, d'autres fois elles se laissaient « marquer » et lécher le dos et même la région génitale et on assistait à des essais d'accouplement. Souvent, au repos, lorsqu'un mâle et une femelle dorment ensemble, l'excitation du mâle à l'approche d'un autre se manifeste par un marquage intense des branches et de la femelle.

Pour aucune sous-espèce de *L. macaco* ou *fulvus* il n'a été possible d'assister à un accouplement complet dans la nature malgré des observations prolongées. Ceux-ci ont lieu surtout le matin pendant la période de grande excitation qui suit en général le lever du jour et où l'observation est très difficile. Des tentatives et des accouplements complets ont cependant été observés en captivité : le mâle monte la femelle dorsalement, lui enserrant la taille de ses bras et la léchant fréquemment. La femelle reste agrippée sur la branche. Les accouplements que nous avons observés n'ont duré qu'une vingtaine de secondes.

Chez *Lemur catta*, selon Jolly, il y a peu de différence dans le comportement jusqu'à la semaine de reproduction. Dans une même troupe, les 21, 22, 23 et 27 avril, 4 femelles furent fécondées. Trois fois l'accouplement eut lieu entre 9 et 12 h, l'autre entre 16 et 17 h. Chaque femelle fut approchée par un mâle durant seulement un jour (peut-être 36 heures en comptant la nuit).

Dans chaque cas, 2 mâles approchaient la femelle, l'un devait chasser l'autre pendant 5 à 25 minutes par des combats d'odeur avant de monter la femelle. La

Source : MNHN, Paris

femelle se présentait, soit en se tenant avec la queue en l'air et le train arrière dressé, soit accroupie contre une branche. Le mâle alors montait la femelle, ses bras serrés autour de sa taille et ses pieds agrippant soit la branche d'appui, soit ses genoux au-dessus du mollet. Généralement, après 2 à 3 secondes, le mâle devait interrompre l'action pour en chasser un autre. Trois à douze essais, avec ou sans intromission, se suivaient, ainsi, entrecoupés de retraits pour chasser les rivaux.

Deux fois des juvéniles, une fois une femelle subadulte et une fois une femelle adulte s'approchèrent du couple et se précipitèrent sur le mâle pour le gifler et le griffer. Le mâle dut s'interrompre pour les chasser.

A la fin, le mâle et la femelle, en se déplaçant ainsi à chaque fois, se trouvèrent un peu isolés des autres et 3 ou 4 copulations se suivirent durant 3 minutes chacune, séparées par des périodes de repos où les animaux léchaient chacun leur région génitale ou se toilettaient la fourrure réciproquement. A une occasion, une femelle s'accoupla successivement avec 3 mâles différents. Les autres ne furent vues qu'avec un seul mâle.

La hiérarchie linéaire semble un peu disparaître pendant la semaine de reproduction. A cette période, selon les observations de Butnitz et Danis, les plus vieux mâles ont tous accès aux femelles. Les jeunes juste à maturité sexuelle (2 ans et demi) cependant vont seulement s'accoupler avec des femelles quand les plus vieux sont occupés à d'autres activités, par exemple lorsqu'ils se battent ou lorsque deux femelles sont en œstrus en même temps et qu'ils sont occupés avec l'une d'elles.

Chez *Lemur mongoz*, un accouplement a été observé le 30 juillet, très tôt dans la soirée par Tattersall (1975) entre des animaux appartenant à deux groupes différents. Les animaux, vers 18 h 10, s'isolèrent dans une zone retirée, loin des autres. La copulation fut très brève. La femelle marqua une branche puis fut deux fois, à moins d'une minute d'intervalle, montée par le mâle, chaque fois pendant moins de 30 secondes. Tout de suite après, le mâle marqua avec sa région anogénitale la branche où avait eu lieu l'accouplement, puis rejoignit la femelle qui était partie un peu plus loin. Ils passèrent ensuite 10 minutes en toilettage mutuel (surtout par la femelle) puis se reposèrent un moment avant de se séparer. Juste avant leur départ, le mâle lécha et flaira la branche où la femelle avait été assise.

Autres relations sociales.

Toilette et jeux. — De nombreux contacts sociaux existent entre adultes en dehors des relations sexuelles déjà décrites plus haut. Lorsqu'ils ne sont pas occupés à se déplacer ou à se nourrir, les *Lemur* se tiennent soit plus ou moins exposés au soleil, soit à l'ombre, en groupes plus ou moins resserrés, suivant la chaleur. D'une façon générale, ils cherchent à avoir entre eux le plus de contacts. On les voit souvent au repos roulés en boules serrées, comprenant 2 ou 3 individus dont seules les têtes et les queues se distinguent. Si le support ne s'y prête pas, ils peuvent s'installer en file serrée, les uns contre les autres.

Les animaux se font alors souvent leur toilette mutuelle, passant de grands moments à se lécher et à se gratter le pelage avec les dents, surtout sur la tête, le pourtour des oreilles, l'œil, le cou et les parties postérieures des bras qu'ils ne peuvent atteindre eux-mêmes.

Source : MNHN, Paris

Les animaux peuvent se lécher en même temps, mais souvent l'un d'eux s'arrête rapidement pour reprendre ensuite, l'autre s'arrêtant à son tour.

Chez toutes les espèces de *Lemur* ces périodes de toilettage réciproque forment certainement un élément important du lien social. Chez *L. mongoz*, cependant, selon TATTERSALL (1975) les périodes de toilettage mutuel semblent plus rares dans la nature.

Les jeux sont fréquents le matin et le soir, surtout entre les jeunes qui peuvent à cette occasion prendre de très nombreuses postures. Ils se poursuivent alors souvent entre eux et luttent pendant de longs moments. En dehors de la saison de reproduction, ils entraînent souvent les adultes à jouer avec eux.

Agressivité et relations de dominance à l'intérieur du groupe. — L'intolérance de certains individus pour d'autres est probablement responsable de la limitation de taille des groupes. Cette intolérance se marque dans la nature par des poursuites et des cris mais est relativement rare, du moins sous une forme aiguë, en dehors de la période de reproduction.

En captivité, chez les *L. macaco* et *fulvus*, il n'est pas rare, par contre, qu'un individu, momentanément plus faible, soit harcelé par un autre. Ne pouvant plus bouger ni manger, il finit par se laisser mourir. C'est une des difficultés des groupages d'animaux en captivité. Il semble que les femelles soient toujours plus intolérantes vis-à-vis d'une autre femelle que les mâles vis-à-vis d'un autre mâle ou d'une femelle.

Il semble, selon SUSSMAN (1973), que les rencontres agressives à l'intérieur d'un groupe soient plus fréquentes chez les *L. catta*. Elles se développent pour le choix d'un fruit, d'un aliment sur le sol, d'un trou d'eau sur une branche ou pour conquérir une meilleure position sur une branche.

Selon JOLLY (1966), à différents moments de la journée, les *Lemur catta* émettent des grognements agressifs au cours de leurs déplacements ou de la recherche de leur nourriture. L'augmentation de ces petits affrontements est très nette pendant la saison de reproduction et particulièrement durant les quatre semaines qui précèdent la semaine où se produisent les accouplements.

La plupart des affrontements plus sérieux, comme les combats d'odeur ou les combats par sauts sur le sol, se produisent durant la semaine des accouplements. Pendant cette semaine, tous les petits affrontements dégénèrent en conflits.

Dans une troupe de *L. macaco* ou *L. fulvus*, on peut reconnaître une certaine hiérarchie entre les individus, mais souvent ressort clairement seulement la dominance d'un mâle sur les autres. Par contre, ce mâle semble nettement concerné par la défense du groupe. Il est toujours le premier alerté et prêt au combat si un trouble survient. Cette dominance peut d'ailleurs être ébranlée lors des batailles au moment de la reproduction.

JOLLY (1966) a observé chez les *Lemur catta* une dominance semble-t-il beaucoup plus accusée. Cette dominance a pu être évaluée en observant les vainqueurs dans les petits affrontements de tous les jours. Elle a même pu, dans un groupe, observer un ordre linéaire de dominance, chaque animal étant vaincu par ceux qui lui étaient supérieurs et tandis qu'il dominait les autres dans les batailles (sauf pendant les périodes de reproduction).

Source : MNHN, Paris

Selon JOLLY, les mâles et les femelles ont des comportements très différents. Les mâles sont, comme pour les *L. fulvus*, particulièrement concernés par la surveillance extérieure. Dans une troupe observée, les trois animaux les plus dominants se tenaient, par exemple, dressés, raides, ou bien se pavanaient en essayant de rester en avant de la troupe au milieu des femelles. Ils se surveillaient les uns les autres ainsi que les mâles subordonnés qu'ils chassaient. Les deux mâles plus dominés, par contre, traînaient en arrière de la troupe, la tête et la queue basses, toujours prêts à fuir si un autre les approchait.

Les femelles, dans ces troupes de *L. catta*, semblent moins hiérarchisées. Elles semblent, sans règle précise ni surveillance spéciale, se chasser entre elles ou éloigner un mâle, donnant parfois une gifle à tout animal qui s'approche trop près. Selon JOLLY, leur dominance sur les mâles s'explique aussi facilement car ces derniers se sentent dominés par tout animal qu'ils ne peuvent malmener.

Les observations de JOLLY ont été reprises plus en détail en 1972-1973 par BUDNITZ et DANIS (1975). Ils ont déterminé que d'une façon générale, l'organisation de la troupe se constituait autour d'un noyau central formé par les femelles adultes, leurs enfants, des juvéniles et en partie par le ou les mâles dominants. Les femelles y sont toujours dominantes sur les mâles. Pendant la progression, c'est ce groupe qui est en tête, tandis que les mâles dominés sont au dernier rang ou traînent souvent loin derrière. Quand la troupe arrive sur un lieu de nourriture, le noyau central s'installe aux meilleures places, tandis que les subordonnés mangent en périphérie ou attendent qu'une place soit libre. Il en est de même pour les trous d'eau et quelquefois un trou est ainsi vidé avant que toute la troupe ait bu.

BUDNITZ et DANIS ont, comme JOLLY, trouvé une hiérarchie linéaire. Chez les femelles, elle est stable toute l'année et il semble qu'elles passent toute leur vie avec la troupe où elles sont nées. Chez les mâles, par contre, si la hiérarchie a l'air aussi assez stable, elle est cependant moins nette toute l'année, à cause de leur évasion vers d'autres groupes pendant la période de reproduction.

6. — Genre **HAPALEMUR** I. Geoffroy

Hapalemur I. Geoffroy, 1851, *l'Institut*, 19, n° 929, p. 341.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX. — Les *Hapalemur* sont faciles à distinguer des autres *Lemuridae*. Leur taille est inférieure ou égale à celle des *Lemur*, mais leur tête, plus ronde avec une large face et un museau court, les en différencie nettement. Leur pelage est gris roussâtre plus ou moins teinté de vert et les oreilles, arrondies, sont cachées dans la fourrure. Comme les autres *Lemuridae*, ils courent avec agilité sur les branches. De moeurs surtout crépusculaires, ces animaux vivent principalement dans les forêts riches en Bambous, où on les rencontre généralement par petits groupes de deux à cinq individus. Leur cris sont très variés et leurs glandes cutanées de « marquage » situées sur les bras sont très développées. Comme les *Lemur*, ils n'ont qu'une seule paire de mamelles.

Source : MNHN, Paris

I. — Systématique

1) Généralités. — On distingue classiquement, dans le genre *Hapalemur* deux espèces nettement différentes : *Hapalemur griseus* (Link) et *Hapalemur simus* Gray. Gray (1870), ainsi que Pocock (1917), avaient proposé de créer pour la seconde un genre spécial : *Prolemur*, mais les ressemblances entre ces deux animaux sont suffisantes pour les maintenir dans un même genre.

Hapalemur simus, espèce très rare, n'était connue, jusqu'en 1972, que par quelques exemplaires naturalisés et l'on pensait que cet animal ne possédait pas les glandes brachiales et antébrachiales de l'autre espèce. L'observation et la capture de cette dernière, que nous avons pu réaliser avec Peyrieras en 1972, nous ont permis de voir que les mâles possédaient aussi ces différenciations glandulaires, mais disposées de façon différente. Comme celles d'*H. griseus*, elles s'opposent quand le bras est replié, mais seulement de part et d'autre du pli du coude.

On décrit classiquement chez *Hapalemur griseus* deux sous-espèces se différenciant par la couleur : *H. g. griseus*, au pelage gris jaunâtre, et *H. g. olivaceus* (I. Geoffroy, 1851), au pelage gris olivâtre teinté de roux. La variabilité des nuances individuelles étant très forte chez cette espèce, en fonction de l'état du pelage, il nous a été impossible jusqu'à présent, après avoir étudié de nombreuses collections et examiné les types, de considérer ces distinctions comme valables. I. Geoffroy Saint-Hilaire, créateur du second taxon qu'il élève au rang d'espèce, n'était lui-même pas très sûr de lui lorsqu'il en a fait la description. C'est ainsi qu'il écrivait : « Quelques doutes subsistaient pour moi et cette espèce est encore une de celles dont j'aurais ajourné la publication sans la nécessité de donner dans le catalogue un tableau complet des collections ». Il signalait que le type d'*H. griseus* collecté par Sonnerat était déjà en mauvais état de son temps. Ce type existe encore dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, mais le crâne manque. C'est vraissemblablement un animal qui vécut assez longtemps en captivité. Son pelage est très abîmé. Il a perdu ses poils verts tiquetés caractéristiques des *Hapalemur* et ne possède plus qu'une bourre molle, gris beige.

Le type d'*H. g. olivaceus* est assez bien conservé. Il a la même taille que celui d'*H. g. griseus* mais possède un assez beau pelage. C'est à notre avis un *Hapalemur griseus* normal. I. Geoffroy écrit à son sujet : « Je n'aurais pas admis *H. olivaceus* comme une espèce distincte, si je n'avais connu que ses caractères extérieurs, mais quelques caractères intérieurs concordent avec ceux-ci. *H. olivaceus* a la mâchoire inférieure d'une forme notablement différente dans sa partie postérieure ». Le crâne de cet exemplaire ne se trouve malheureusement plus dans les collections du Muséum. Il est signalé dans le catalogue des types du Muséum établi par P. Rode (1939 : 438, n° 132), mais il n'existait déjà plus dans les collections en 1942. Il est donc impossible de préciser les différences qu'I. Geoffroy Saint-Hilaire n'a pas décrites. Schlegel et Pollen (1868) n'ont pas admis la validité de cette espèce et J. E. Gray (1870) la met aussi en doute, contrairement à Schwarz (1931) et Hill (1953).

Source : MNHN, Paris

Des planches en couleur parues dans l'*Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar*, publiée par A. Grandidier en 1875, montrent les trois espèces. Sur ces planches, une différence très faible apparaît entre *H. g. griseus* et *H. g. olivaceus* et il est vraisemblable qu'aucun autre document que la figuration des types n'a servi à les réaliser.

Nous adopterons une attitude dubitative en attendant de nouveaux documents. Il faut signaler que l'observation d'*Hapalemur* provenant de la même région permet en général de noter de petites différences dans la forme de la tête, la largeur du museau ou l'écartement des yeux. Il existe donc dans cette espèce une variabilité individuelle assez forte, mais celle-ci est moins évidente sur les « peaux » desséchées des musées.

Au cours d'une mission en 1968 et sur la base des renseignements de Webb (1929), nous pensions pouvoir trouver *H. simus* dans la végétation du pourtour du lac Alaotra. N'ayant alors jamais vu cet animal vivant, et y ayant observé un *Hapalemur* de grande taille, nous avions d'abord cru avoir retrouvé cette espèce. En fait, c'est d'un autre *Hapalemur* qu'il s'agissait, comme des captures ont pu le montrer. Les *Hapalemur* du lac Alaotra sont des *Hapalemur griseus* de grande taille (près du double) et il est facile de remarquer leur grosse tête et leur épaisse fourrure de couleur plus sombre que celle d'*H. g. griseus* rien qu'en circulant en pirogue sur le lac. Les pêcheurs nous ont cependant signalé que l'on trouvait de temps en temps un animal au pelage plus clair parmi eux.

Cette forme a une écologie différente de la première. Elle ne peut en aucun cas être rapportée à la sous-espèce *H. g. olivaceus* décrite par I. Geoffroy et nous proposons de la nommer **H. griseus alaotrensis** J.-J. Petter, n. subsp.

Il est intéressant de remarquer qu'une « hybridation » entre ces deux formes (qui ont, comme nous le verrons plus loin, malgré leur différence de taille, une formule génétique identique) a pu être obtenue en 1969 au Laboratoire d'Écologie du Muséum national d'Histoire naturelle, à Brunoy, ainsi qu'au Laboratoire de Zoologie de l'ORSTOM à Tananarive en 1972 et 1973.

Une troisième forme a été reconnue primitivement par sa formule génétique (2N = 58 au lieu de 2N = 54) par J. Buettner-Janusch *et coll.* (1966) qui l'identifiaient à tort à *H. g. olivaceus*. Elle est très peu différente d'*H. g. griseus*. Sa couleur est un peu plus pâle et elle vit dans le Nord-Ouest et l'Ouest; elle a été nommée *H. griseus occidentalis* par Albignac et Rumpler (1973).

La systématique du genre se présente comme suit :

Hapalemur griseus (Link)

Lemur griseus **Link**, 1795, Beytr. Naturg., 1, 2 Stück, p. 65 (1).

Noms étrangers : Petit Hapalemur; Grey Gentle-Lemur; Halbmaki.

---

(1) Type : Un spécimen récolté par Sonnerat (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).

Source : MNHN, Paris

Hapalemur griseus griseus (Link) (fig. 88)

Synonymes : *cinereus* Desmarest, 1820; *olivaceus* I. Geoffroy, 1821; *schlegeli* Pocock, 1917.

Noms malgaches : Bokombolo (nom donné par les Betsimisaraka dans le Nord-Est, bokom serait une imitation du cri, bolo viendrait de volo = bambou); kotrika (nom donné par les Betsimisaraka dans la région de Périnet, imitation du cri).

Fig. 88, *Hapalemur griseus griseus* — Posture marquant l'hésitation chez le mâle. Posture agressive chez la femelle protégeant son jeune.

Hapalemur griseus occidentalis Albignac et Rumpler

Hapalemur griseus occidentalis Albignac et Rumpler, 1973, *Journ. Hum. Evolut.*, 2, p. 267 (1).

Noms malgaches : Bekola (allusion à la glande de l'aisselle, qui ressemble à un ganglion syphilitique); kofi (imitation du cri). Ces deux noms sont employés dans la région d'Antsalova (Ouest de Madagascar).

Hapalemur griseus alaotrensis J.-J. Petter, n. subsp. (fig. 89)

Type : Holotype : 1 ♀, Madagascar Est, lac Alaotra (*J.-J. Petter*) (Catalogue général, Magasin de Mammalogie et d'Ornithologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 1975 : n° 1 122).

Nom malgache : Bandro (nom employé dans la région du lac Alaotra).

---

(1) Syntypes : Madagascar Ouest (coll. Institut de la Recherche scientifique et technique, Tananarive-Tsimbazaza).

Source : MNHN, Paris

Hapalemur simus Gray (fig. 90)

Hapalemur simus Gray, 1870, Cat. Monkeys, Lemurs and Fruit-eating Bats in British Museum, p. 133; *Proc. Zool. Soc. London*, 1870, p. 828, fig. 1 à 4, pl. LII.

Nom malgache : Inconnu.

Noms étrangers : Grand Hapalemur; Broad-nosed Gentle-Lemur, Red Lemur; Breitschnauzen-Halbmaki.

2) Description des espèces.

A - *Hapalemur griseus*. — Les *H. griseus* ont un pelage gris roussâtre plus ou moins teinté de vert. Ce pelage est, en fait, très variable selon l'âge, l'état de santé de l'animal ou ses conditions de vie en captivité.

Comme nous l'avons vu plus haut, on peut distinguer trois sous-espèces dont deux seulement sont différenciables par la taille et l'écologie.

H. g. griseus et *H. g. occidentalis* mesurent 25 à 30 cm (tête et corps) et ont une queue de longueur légèrement supérieure.

H. g. occidentalis a un pelage légèrement plus pâle que celui de la sous-espèce nominative et le museau paraît un peu plus allongé.

H. g. alaotrensis mesure 40 cm (tête et corps) et a une queue de longueur à peu près équivalente. Le pelage est généralement d'une teinte plus sombre que celle des autres formes.

B - *Hapalemur simus*. — *H. simus* a une taille beaucoup plus grande, voisine de celle d'un *Lemur*. Il est de couleur brun-vert avec le dessus de la tête et le haut du dos plus roux et plus sombre, et une tache ocre sur la région sacrée. La queue est de la même couleur que le corps mais son extrémité est brun-noir. Les poils sont gris à la base et se teintent de brun-vert, de brun-jaune et de brun-noir vers leur extrémité, ce qui donne souvent au pelage, lorsqu'il est en bon état, un aspect brillant. Cette coloration particulière du poil existe aussi chez certains *Lemur* mais semble plus accusée chez cette espèce.

3) Cytogénétique. — Comme nous l'avons dit plus haut, les formules génétiques de *H. g. griseus* et de *H. g. alaotrensis* sont identiques (2N = 54, NF = 64) (fig. 91). Ce caryotype comprend 3 paires de chromosomes submétacentriques, 2 paires de métacentriques, 21 paires d'acrocentriques et une paire de chromosomes sexuels dont le chromosome X est un acrocentrique de taille moyenne et le chromosome Y, un très petit acrocentrique.

— La formule de *H. g. occidentalis* (fig. 92) comprend 4 chromosomes de plus (2N = 58, NF = 64). On y reconnaît une paire de chromosomes métacentriques, 2 paires de submétacentriques, 21 paires d'acrocentriques et une paire de chromosomes sexuels identiques à ceux de la forme précédente. La première formule dérive de la seconde par 2 fusions centriques.

Source : MNHN, Paris

Fig. 89, *Hapalemur griseus alaotrensis.*

Source : MNHN, Paris

Fig. 90. *Hapalemur simus* mâle — On remarque l'importante glande du cou.

— Le caryotype d'*H. simus* (fig. 93) (2N = 60, NF = 64) comprend 2 paires de chromosomes submétacentriques, 27 paires de chromosomes acrocentriques et une paire de chromosomes sexuels identiques à ceux des autres formes.

4) Discussion. — La cytogénétique permet donc de distinguer chez *H. griseus* deux formes difficilement différenciables sur le vivant ou sur les spécimens naturalisés. Par contre la troisième forme, bien différenciable par sa taille plus grande et son écologie différente, a la même formule chromosomique que la première.

Source : MNHN, Paris

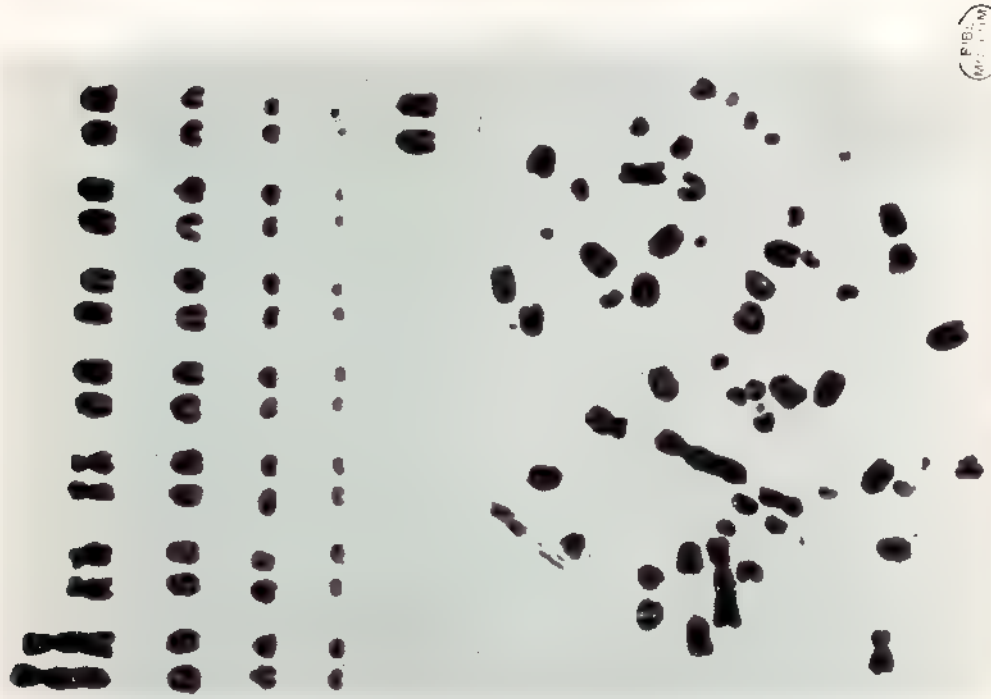


Fig. 92, chromosomes d'*Hapalemur griseus occidentalis*.

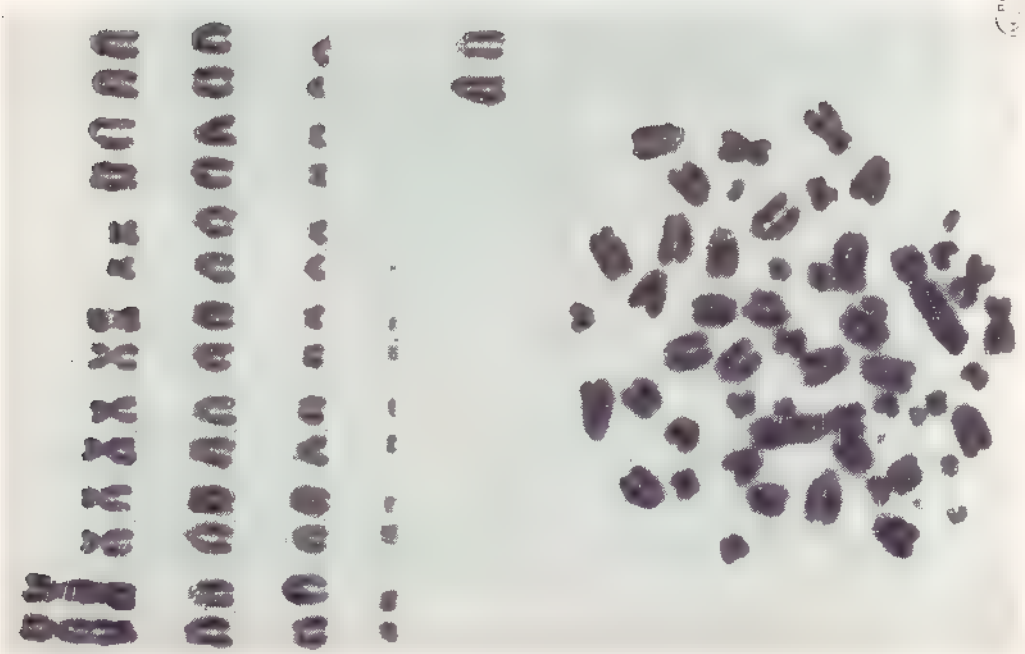


Fig. 91, chromosomes d'*Hapalemur griseus griseus*.

Source : MNHN, Paris

Fig. 93, chromosomes d'*Hapalemur simus*.

Comme nous l'avons vu plus haut, il existe en outre, bien que cela ne soit pas accompagné de différences cytogénétiques, une assez grande variabilité au sein d'une même colonie d'*H. griseus* et parfois, malgré une taille équivalente, des différences morphologiques entre des spécimens de provenances variées. Il est, par exemple, possible de distinguer, sur des animaux vivants, d'après l'expression de la face et particulièrement l'existence de plis sur le museau, les spécimens provenant de la région de Tamatave de ceux de la région de Mananara et de Maroantsetra.

Source : MNHN, Paris

Aucune différence dans la formule chromosomique ne sépare cependant ces populations. (Une étude comparée récente des crânes visibles dans diverses collections a permis cependant à L. G. Colbere (comm. pers.) de supposer l'existence de quatre populations différentes.)

Il est donc probable que, comme les espèces *Lemur macaco* et *L. fulvus*, *Hapalemur griseus* représente une espèce en cours d'évolution. Des différences nettes, comme celles de la couleur du pelage, chez *Lemur macaco* et *L. fulvus* n'ont pu cependant s'exprimer chez les *H. griseus* qui, probablement à cause de leur taille, sont plus sensibles à la pression sélective de la prédation.

H. simus, espèce de grande taille, est très localisé. C'est un animal au régime très spécialisé, qui ne subsiste, semble-t-il, que dans les zones au peuplement de Bambous très dense.

Il est intéressant de remarquer que cette espèce se rencontre dans sa zone de répartition en même temps qu'*H. griseus*. Les deux animaux se mêlent fréquemment et semblent vivre ensemble apparemment sans se faire de concurrence.

II. — Conditions d'observation et élevage en captivité

A - *Hapalemur griseus griseus*. — Ces *Hapalemur* se rencontrent quelquefois dans la forêt au milieu de quelques buissons de Bambous, mais il existe des zones où la densité des Bambous est plus importante et semble particulièrement favorable à ces animaux. Ils sont surtout actifs tôt le matin ou entre 16 et 18 h.

Nous avons surtout observé *H. g. griseus* au voisinage de la ville de Maroantsetra, dans le Nord-Est de Madagascar. Maroantsetra est située à l'embouchure de la rivière Antanambalana, sur des terrains alluvionnaires argilo-sableux. Tout autour s'étendent des zones dégradées, partiellement inondées pendant plusieurs mois de l'année (de décembre à septembre) où l'on trouve de temps en temps des cultures de manioc et de vanille, ainsi que quelques rizières. Le plus souvent ces zones sont recouvertes d'arbustes et surtout de « Longosa » (*Aframomum danielli* Hook.), aux longues tiges fragiles pouvant atteindre 3 à 4 m de haut et portant de larges feuilles. Ces végétaux poussent souvent en peuplements assez denses dans les zones les plus humides formant de larges massifs. Au milieu de cette végétation basse s'élève de place en place, tous les 50 à 100 m dans les meilleures conditions, de larges touffes de Bambou, formant parfois des sortes de haies s'étendant sur 20 à 30 m de long et 4 à 5 m de large. Ce sont de gros Bambous (« volo » en malgache) dont les tiges, très serrées près du sol, peuvent avoir une vingtaine de centimètres de diamètre à la base et se dressent à 10 ou 15 m de haut.

C'est dans ces touffes de Bambous que vivent les *Hapalemur*. Toutes, sauf les plus isolées, sont « exploitées » par ces animaux qui mangent les jeunes pousses. Les traces d'« exploitation » se distinguent de très loin par l'aspect de l'extrémité des tiges qui sont éclaircies, parfois dénudées ou portant des touffes de feuilles irrégulières. Certaines tiges sont mortes des suites de ce traitement (Film : *Hapalemur griseus*, Petter, 1972).

Source : MNHN, Paris

Dans la presqu'île d'Ampasindava, dans le Nord-Ouest de l'île, il semble que les conditions soient tout à fait identiques. Elles sont semblables aussi près de Sambava et près de Vohemar où ces animaux sont assez nombreux.

Dans tous les endroits où les *Hapalemur* sont chassés, il est rare de rester en contact plus de quelques instants avec ces animaux, très craintifs, qui disparaissent rapidement dans l'épaisseur de la végétation.

Un individu, vu à 800 m d'altitude dans la forêt de Hiaraka sur la presqu'île Masoala dans le Nord-Est de Madagascar, était à proximité d'un peuplement d'une sorte de Bambou-liane à tiges grêles et à petites feuilles. Il semble donc que la présence de ces *Hapalemur* soit toujours assez étroitement liée à celle des Bambous.

Lorsqu'on veut voir ces animaux au cours de la journée, il faut les chercher avec soin et il est nécessaire d'emmener avec soi plusieurs personnes pour secouer les Bambous afin de les découvrir. C'est d'ailleurs la technique qu'emploient les paysans pour les tuer. Ils se mettent à plusieurs et cernent une touffe qu'ils secouent; ils épuisent les animaux en les empêchant de fuir et finissent par les assommer avec des projectiles ou par les blesser avec leur « coupe-coupe ». Les *Hapalemur* dérangés commencent à grimper le long des tiges jusqu'au sommet, grognant en remuant la queue, et font entendre souvent une sorte de « creee... » sonore et prolongé. S'ils sont pourchassés, ils essaient de fuir, soit en sautant dans une autre touffe de Bambou ou sur un arbre voisin, soit en gagnant petit à petit la végétation près du sol ou en s'y laissant tomber. Contrairement à ce qui se passe chez les *Lemur*, c'est le mâle qui fuit généralement le premier. Ayant gagné la végétation près du sol, l'animal peut y cheminer discrètement ou bien se cacher. Un jeune *Hapalemur* conservé en semi-captivité par Peyrieras, mais mal apprivoisé, se comportait souvent ainsi. Surpris par l'arrivée d'un observateur à une vingtaine de mètres de lui, il lui arrivait de se laisser tomber d'un petit arbre et de rester à terre caché sans bouger. Il pouvait ainsi demeurer immobile pendant 2 à 3 heures, sans qu'il soit possible de le retrouver malgré le caractère relativement clairsemé de la végétation (Peyrieras comm. pers.).

Nous avons observé un comportement très comparable chez un jeune de deux mois, né en captivité au Laboratoire de Brunoy. Nous l'avions posé dans l'herbe pour filmer sa démarche; courant rapidement, il disparut bientôt dans un massif de hautes herbes et de buissons à proximité d'un petit bois. Nous l'y avons cherché un quart d'heure en fouillant systématiquement l'endroit où nous l'avions vu pénétrer, puis tout le voisinage, sans pouvoir le retrouver. Ce n'est qu'en apportant le magnétophone où nous avions enregistré des appels de sa mère que nous avons pu le récupérer. L'émission des grognements d'appel le fit alors sortir d'une touffe d'herbe tout près de l'endroit où il avait disparu. Nous avons remarqué que cette tendance à se cacher se manifestait, chez le jeune, dès l'âge de 15 jours. Agrippé sur le flan maternel, il arrivait que le petit tombe quand sa mère courait. Il cherchait alors immédiatement à se cacher derrière quelque chose et restait immobile.

Elevage d'animaux en semi-liberté. — Au moment des naissances, il est assez fréquent que les bûcherons cherchent à vendre de très jeunes animaux qu'ils ont capturés en chassant les adultes. Nous avons observé plusieurs de ces animaux élevés depuis le jeune âge. Comme chez la majorité des Primates, les très jeunes animaux peuvent être élevés au biberon et s'attachent d'une façon étroite à leur maître.

Source : MNHN, Paris

Au début, ils peuvent être nourris de lait et d'eau sucrée. En liberté totale, ils goûtent peu à peu à tous les mets qui se trouvent à leur portée. En grandissant ils s'habituent progressivement à leur entourage et ne montrent aucune crainte des humains. Dans la maison, ils font leurs premiers exercices entre la table et l'épaule de leur maître, puis ils s'habituent à sauter dans le jardin, de buisson en buisson et à courir sur les branches des arbres les plus proches. La différence de comportement entre un animal capturé adulte et un animal élevé en captivité depuis le plus jeune âge est très nette et les conditions de semi-liberté permettent à ce dernier de manifester un comportement presque normal sans être gêné par la présence d'un observateur.

Même s'ils sont très apprivoisés, les *Hapalemur* ne se laissent généralement pas tenir en main, ni toucher le ventre; ils réagissent alors, s'ils le peuvent, par de petites morsures. Si on cherche à les attraper plusieurs fois, ils se méfient de nouveaux contacts. Si, par contre, les relations se limitent à des caresses, ils peuvent devenir extrêmement confiants.

B - *Hapalemur griseus alaotrensis.* — Nos observations sur cette sous-espèce d'*Hapalemur* ont été trop courtes pour nous permettre de donner ici autre chose que des indications assez superficielles sur son habitat très particulier. Le lac Alaotra est aujourd'hui complètement isolé de la forêt. Ses rives sont déboisées sur plusieurs kilomètres de profondeur et assez peuplées. Une succession de petits villages de pêcheurs le bordent. Une végétation de roseaux assez denses s'étend le long du rivage dans sa partie orientale et occidentale.

Au cours d'un arrêt sur la côte Est du lac Alaotra, nous avons pu nous rendre compte de la difficulté de pénétration dans cette ceinture de roseaux. Les *Hapalemur* qui y vivaient étaient pourtant chassés et craintifs et des pêcheurs nous ont conseillé de nous rendre à Anororo sur la côte occidentale où les animaux étaient peu chassés. A Anororo, un chenal de 15 m de large, aménagé au milieu de la végétation aquatique, permet aux pirogues du village de gagner le centre du lac. Ce chenal est bordé par une haie de *Phragmites* (Bararata) régulièrement coupés, qui entoure des massifs de Papyrus (Zozoro), de Fougères et d'une plante (Tambolona) qui forme une sorte de feutrage juste au-dessus de la surface de l'eau. En prenant des précautions, il est possible de faire quelques pas sur ce tapis végétal qui s'enfonce sous le poids du corps de 50 à 60 cm, parfois plus. Dans un tel milieu, la circulation se fait essentiellement en pirogue et c'est ainsi qu'avec des pêcheurs du village, nous avons pu effectuer environ 20 heures d'observations de jour et de nuit.

Les *Hapalemur* ne sont pas chassés à Anororo où un « fady » (tabou) est resté vivace dans le village, la population Sianaka ne s'étant encore que peu mélangée aux autres tribus de l'île. Ils sont capturés par contre près des villages voisins où, au cours de la saison sèche, les pêcheurs isolent de temps en temps un massif de roseaux en brûlant une vaste zone tout autour. Ils le cernent ensuite et y pénètrent avec leurs longs harpons de pêche pour tuer les *Hapalemur*.

Les contacts que nous avons eu avec ces animaux ont toujours été assez brefs. Les *Hapalemur* étaient rarement à découvert et cherchaient à fuir ou à se cacher à notre approche, sautant sur la végétation au ras de l'eau ou se faufilant vers la base des haies de papyrus. Comme chez *Hapalemur g. griseus*, leur fuite était le plus souvent orientée vers le bas.

Source : MNHN, Paris

C - *Hapalemur simus*. — Cette espèce vit dans des zones de Bambous très denses d'où elle ne sort qu'au crépuscule. Son observation est de ce fait extrêmement difficile dans la nature, la pénétration de cette végétation étant très pénible. Une mission spéciale (avec A. Peyrieras) nous a permis de retrouver ces animaux et de leur consacrer une quinzaine d'heures d'observation.

III. — Distribution géographique et habitat (carte 7)

A) *Hapalemur griseus*.

H. g. occidentalis a été trouvé dans l'Ouest de Madagascar (région d'Ambato, de Maromandia et d'Antsalova).

H. g. griseus, vit dans presque toutes les forêts humides de Madagascar et à toutes les altitudes. On le découvre peu à peu dans des zones où il n'était pas encore signalé : presqu'île d'Ampasindava, côte Nord-Ouest et massif du Tsaratanana (J.-M. Betsch, 1966, comm. pers.). Nous l'avons trouvé à différentes altitudes dans la forêt du cap Masoala, jusqu'à 1 000 m. Nous avons en outre rencontré occasionnellement des *H. g. griseus* dans la forêt de Périnet, dans la forêt primaire de l'Est de Maroantsetra, ainsi que dans l'Est Betsileo en même temps qu'*H. simus*.

H. g. alaotrensis est, contrairement à la sous-espèce précédente, très localisé. Son aire de dispersion semble actuellement limitée à une petite portion de la végétation semi-aquatique du pourtout du lac Alaotra et des marais voisins. Le lac Alaotra, se desséchant depuis une centaine d'années comme les autres nappes d'eau du pays, est actuellement très réduit en surface. Sa profondeur n'est plus que de 2,50 m alors qu'elle était encore de 8 m en 1900. Il est bordé au Sud et au Sud-Ouest par 75 000 ha de marais, mais la végétation de ceux-ci est régulièrement brûlée en saison sèche (septembre-octobre surtout). L'avenir de la faune qui l'habite est donc fort sombre.

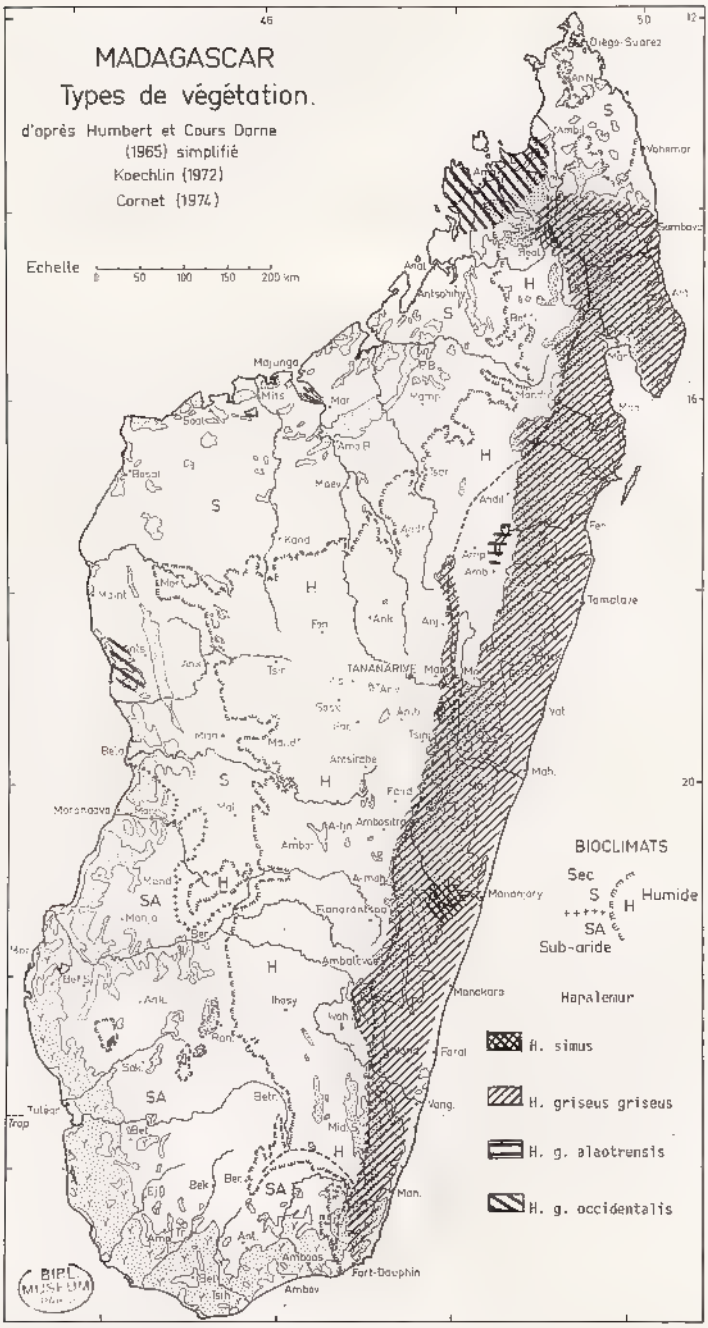
B) *Hapalemur simus*. — Cet *Hapalemur* a pu être observé dans une région de forêt située dans le Sud-Est de Madagascar, à proximité de la route de Ranomafana.

C'est un animal probablement localisé à l'Est, dans le massif forestier situé entre Fianarantsoa et la côte. Il est impossible, à l'heure actuelle, de préciser les limites de sa zone de répartition, mais elle est probablement assez réduite. C'est ce fait, ajouté à la difficulté de pénétration de son habitat, qui explique que cet animal n'avait pas été retrouvé vivant depuis fort longtemps.

IV. — Caractères anatomiques

Les *Hapalemur* ont fait l'objet de nombreuses études anatomiques, surtout de la part de Beddart (1884, 1891, 1901), Bland et Sutton (1887), Mivart (1867), Pocock (1917) et Affolter (1938). Hill (1953) a résumé les principaux éléments de ces travaux. Nous nous limiterons, comme pour les autres genres., à passer en revue les caractères anatomiques importants pour leur valeur systématique ou pour la compréhension des caractères comportementaux.

Source : MNHN, Paris



Carte 7, répartition du genre *Hapalemur*.

Source : MNHN, Paris

Généralités. — Bien que de taille plus faible, les *Hapalemur* sont assez comparables aux *Lemur* pour la plupart de leurs caractères anatomiques. Leurs incisives supérieures, très réduites, laissent un grand diastème central. Comme les *Lemur catta*, ils possèdent des glandes de marquage sur les bras. Les membres sont adaptés à la course et au saut. Ils possèdent, comme les *Lemur*, une paire de mamelles.

Peau, pelage et glande cutanée. — Comme chez les *Lemur*, la peau est uniformément recouverte d'un pelage dense, sauf sur le bout du museau et l'extrémité des membres. Le pelage des animaux captifs est très variable. Les *Hapalemur* sont, en effet, des animaux très nerveux et même s'ils sont bien soignés, ils peuvent passer un temps excessif à leur toilette et arracher peu à peu une grande partie de leur fourrure. Si un animal est seul, il peut ainsi se tondre toute la partie du corps située en dessous de la ceinture. Si plusieurs animaux sont ensemble ils s'arrachent mutuellement les poils. Leur corps n'est alors couvert que d'un fin pelage ressemblant à du velours ou à un pelage de taupe. Cette transformation plus ou moins grande des animaux captifs a plusieurs fois égaré les systématiciens lorsqu'ils travaillaient sur les animaux naturalisés correspondant.

Les mâles *Hapalemur* possèdent une glande globuleuse bien développée située à l'aisselle du bras *(H. griseus)* (fig. 94) ou au-dessus du pli du coude *(H. simus)* (fig. 95). Cette glande est plus développée chez le mâle, mais elle avait été interprétée chez *H. griseus* comme une deuxième paire de mamelles. Son existence était jusqu'à maintenant inconnue chez *H. simus*. C'est Pocock (1917) qui établit sa

Fig. 94, *Hapalemur griseus* — Glande du bras et brosse cornée de l'avant-bras.

Source : MNHN, Paris

Fig. 95, *Hapalemur simus* — Les glandes homologues de celles d'*H. griseus* se trouvent de part et d'autre du pli du coude.

nature de glande cutanée, analogue à celle de *Lemur catta*. Il existe, en outre, sur l'avant-bras, au niveau du poignet *(H. griseus)* ou en dessous du pli du coude *(H. simus)*, une surface ovale, recouverte chez le mâle d'une différenciation épineuse en brosse sous laquelle se trouve une zone glandulaire (Affolter 1938). Une large zone glandulaire existe, en outre, sous le cou d'*Hapalemur simus* (fig. 96).

Crane et dents (fig. 97 et 98). — Le crâne des *Hapalemur* est allongé mais la voûte cranienne est très convexe. Le massif facial est court et les orbites moyennes.

La mâchoire est très courte. La troisième prémolaire est très molariforme. Elle possède un trigone bien développé et deux petites cuspides sur la partie interne. C'est cette dent qui est particulièrement utilisée chez *H. griseus* pour mâchonner les tiges de Bambous en les faisant passer latéralement dans la bouche. Chez *H. simus*, la deuxième prémolaire est elle-même très molariforme.

Source : MNHN, Paris

Fig. 96, *Hapalemur simus* — Glande du cou.

Appareil reproducteur. — L'ouverture de l'urètre est verticale comme chez les *Lemur* et l'extrémité du baculum est simple (Petter-Rousseaux 1962).

En dehors de la période de reproduction, l'orifice du vagin est fermé comme chez les *Cheirogaleidae*.

V. — Caractères éthoécologiques

1) Postures, locomotion et manipulation. — Les *Hapalemur* peuvent être considérés pour leur locomotion et leurs postures comme des intermédiaires entre les *Lemur fulvus* et les *Indriidae*. De ce fait, ils ressemblent aux *Lemur catta*.

A) *Hapalemur griseus*.

H. g. griseus peut, comme tous les *Lemur*, courir rapidement sur le sol. La partie antérieure du corps est alors très surbaissée, les membres de devant étant relativement très courts. Lorsqu'il broute à terre, il se tient souvent en position assise, avec le corps vertical, ses mains sont ainsi disponibles pour tenir ses aliments. Il ressemble beaucoup ainsi à un petit Kangourou. Ses longues pattes postérieures le rendent apte, comme les *Indriidae*, aux sauts de grande amplitude, d'une tige verticale de bambou à une autre.

Source : MNHN, Paris

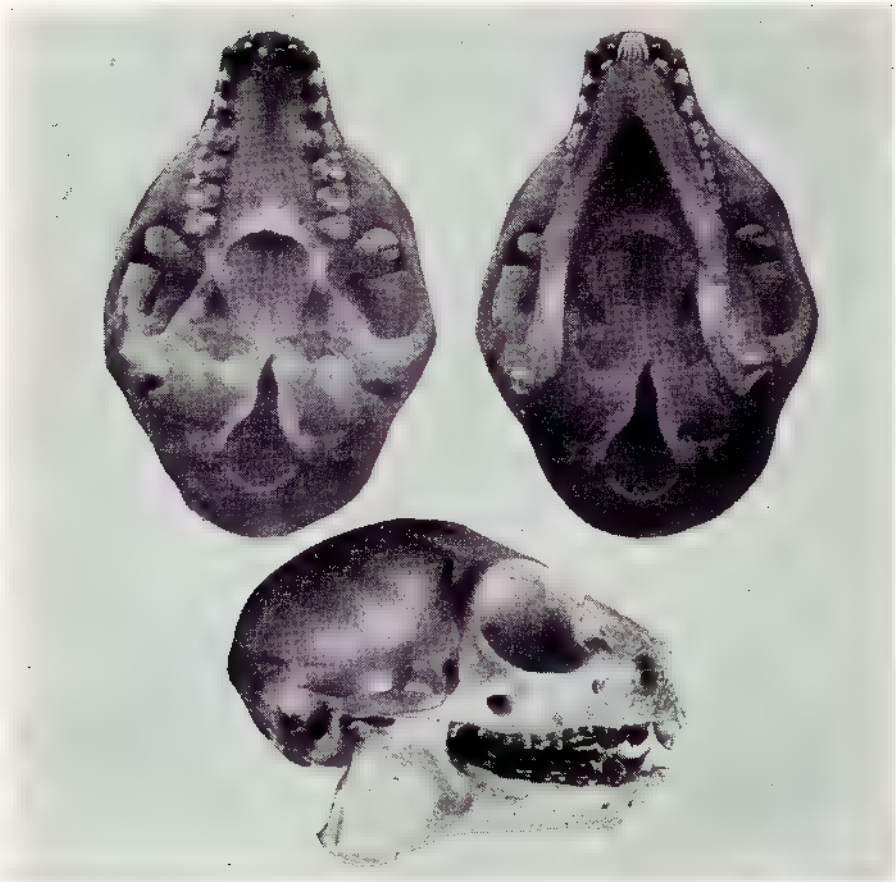


Fig. 97, crâne d'*Hapalemur griseus*, grandeur nature.

H. g. alaotrensis, bien que plus lourd, a une locomotion très comparable. Cet animal ne va jamais à terre mais peut se déplacer horizontalement sur le feutrage de végétation qui, dans certains cas, couvre la surface de l'eau. Le plus souvent, il saute en position verticale d'une tige à une autre, mais le support n'atteint en général que 3 à 4 m de haut et les sauts sont de faible amplitude et assez maladroits. Un saut provoqué par notre approche s'est terminé par une chute dans l'eau. Selon les pêcheurs, cet *Hapalemur* nage très bien, comme un chien, avec la tête sortant juste de l'eau. Il pourrait ainsi traverser un chenal de 15 m de large et même les femelles le feraient avec leur jeune sur le dos.

B) *Hapalemur simus*. — Cette espèce de grande taille est assez comparable pour sa posture et sa locomotion à *Hapalemur griseus*. Il saute de tronc en tronc, et particulièrement d'une tige de gros Bambou à une autre, très rapidement. Très vite cependant, s'il se sent poursuivi, il descend sur le sol et chemine alors en courant.

En captivité, ces animaux se tiennent très souvent à terre et nous avons remarqué chez eux une très nette propension à saisir les objets avec les mains. Leur poigne

Source : MNHN, Paris

Fig. 98, crâne d'*Hapalemur simus*, grandeur nature.

Source : MNHN, Paris

est très puissante et avant d'attaquer une écorce, ils saisissent le tronc avec force, des deux mains. C'est une des raisons qui rendent d'ailleurs parfois ces *Hapalemur* dangereux en captivité, car ils cherchent à saisir avec les mains avant de mordre.

2) Rythme d'activité.

A) *Hapalemur griseus.* — A Maroantsetra, lieu principal de nos observations, nous avons pu observer des *Hapalemur g. griseus* à toutes les heures de la journée. Ils sont actifs au lever du jour et se tiennent alors au sommet des tiges de bambou, en train de manger. Dès que le soleil se lève, ils descendent se mettre à l'ombre au centre de la touffe. Ils restent ensuite assez près du sol, à peu près inactifs, pendant toute la journée. Il se peut que les *Hapalemur* qui vivent en forêt dense aient un rythme d'activité un peu différent et soient plus actifs au cours de la journée. Près du fleuve Manambolo, un animal a ainsi été vu vers midi se déplaçant dans des *Typhonodorum lindleyanum* Schott, dans un grand marais bordé de Phragmites. Mais le temps était couvert (Peyrieras comm. pers.).

A Maroantsetra, ces *Hapalemur* ne reprennent leur activité que vers 16 h; ils montent alors au sommet des tiges pour faire un autre repas, ou se déplacent vers une autre touffe. Leur activité dure jusqu'à la nuit et se prolonge même souvent une à deux heures après le coucher du soleil. Nous avons observé, à la lampe électrique, des groupes au sommet des tiges de bambou à plusieurs reprises entre 20 et 21 h. C'est entre 17 et 19 h cependant que les animaux sont les plus actifs, grimpant rapidement aux sommets des tiges ou sautant de l'une à l'autre.

Le rythme d'activité d'*Hapalemur g. alaotrensis* paraît assez semblable. Lors d'un séjour, dans leur habitat en juillet, la température demeurait en dessous de 10° C au cours de la nuit et nous n'avons pas été étonnés de trouver nos animaux plus ou moins engourdis, exposés au soleil sur des Phragmites à 7 h du matin, en train de manger ou exposant leur ventre aux rayons du soleil. Pendant la journée, ils restaient toujours cachés au milieu des Phragmites. Nous en avons vu aussi en activité à la tombée de la nuit. Selon les pêcheurs du lac, ils ne sont actifs que tôt le matin, le soir et au crépuscule; ils semblent dormir le reste de la nuit.

B) *Hapalemur simus.* — Le rythme d'activité de ces animaux semble comparable à celui des *Hapalemur griseus*. En février, ils commencent leur activité dès 5 h du matin, au lever du jour. Ils se mettent alors à ronger les tiges de Bambou et les bourgeons. Ils sont plus ou moins actifs au cours de la journée, semblent totalement au repos à midi, et se reposent le plus souvent près du sol jusqu'en fin d'après-midi. Ils reprennent alors leur activité, se déplacent et mangent. Ils sont surtout actifs entre 16 et 17 h. Il est ensuite difficile de les voir à cause de la nuit mais ils semblent rester immobiles durant la nuit. Nous en avons notamment observé à 17 h, installés dans un groupe de *Ravenala* qu'ils fréquentaient régulièrement pour passer la nuit.

3) Abri.

A) *Hapalemur griseus.* — Les *H. g. griseus* restent cachés pendant le jour. Il est alors extrêmement difficile de les trouver car ils s'installent bien serrés contre les tiges de Bambou, près de leur sommet, dans les zones où le feuillage est dense. Ils restent généralement immobiles, même si le Bambou est fortement secoué.

Source : MNHN, Paris

Cet abri de feuillage et leur immobilité les soustraient probablement efficacement à l'action des prédateurs ailés.

Les *Hapalemur g. alaotrensis* vivant sur le lac recherchent aussi à se mettre à l'abri pendant le jour dans les massifs denses de Phragmites où il est très difficile de les repérer.

B) *Hapalemur simus*. — Cet animal, de plus grande taille, semble, beaucoup moins que son congénère, rechercher un abri de feuillage dense. Nous en avons surpris au cours de la journée, installés bien en vue et assis, immobiles, sur des tiges de bambou cassées et plus ou moins intriquées, à deux mètres du sol.

4) Régime alimentaire.

A) *Hapalemur griseus*. — Deux périodes dans la journée, le matin très tôt et le soir, sont consacrés à la prise de nourriture. Il se peut que les *Hapalemur* mangent aussi pendant la nuit, mais nous n'avons pu nous en assurer. Toutes nos observations nous incitent à penser qu'*H. g. griseus* se nourrit dans la nature essentiellement de pousses et de feuilles de bambou. Un animal tué par des paysans et que nous avons pu examiner en avait l'estomac plein. Pour manger, il s'installe, assis confortablement sur les plus gros rameaux de la base d'une touffe, généralement près de l'extrémité d'une tige et cisaille un jeune rameau avec ses dents. Puis, le tenant par ses extrémités, souvent avec les deux mains, il l'« explore » ensuite en le passant rapidement dans sa bouche, de droite à gauche ou de gauche à droite (fig. 99), parfois recommençant dans l'autre sens, pendant que ses mâchoires sont animées d'un mouvement rapide. La tige est écrasée légèrement au fur et à mesure de son passage au niveau des dernières prémolaires. L'animal tranche ensuite le rameau et consomme les zones tendres en portant à la bouche, de temps à autre, le morceau qu'il tient avec la main. Il le rejette quand la partie comestible est épuisée (Film : Petter, 1972, *Hapalemur griseus*).

H. g. griseus recherche aussi les jeunes pousses qu'il sait dégager en écartant des deux mains les feuilles qui les entourent. La base de la jeune feuille est extraite de sa gaine en la tirant avec la bouche puis, prise en main, elle est ensuite consommée. L'animal commence par la base incolore et tendre, mange celle-ci morceau par morceau, en la sectionnant avec les prémolaires, puis s'attaque à la feuille verte qu'il enfonce dans sa bouche par un mouvement rapide de va-et-vient de la main ; celle-ci tenant l'extrémité de la feuille, la porte alternativement à droite et à gauche de la bouche. La feuille disparaît ainsi en diminuant chaque fois d'une largeur de mâchoire. Ce mouvement très caractéristique est facile à observer chaque fois qu'on offre de l'herbe à ces animaux. Il peut être effectué aussi bien par la main droite que par la main gauche.

Les *H. g. alaotrensis* se nourrissent aussi essentiellement de végétaux. Plusieurs des animaux que nous avons observés étaient en train de manger des feuilles de *Phragmites* et les pêcheurs nous ont assuré qu'ils ne consommaient que les feuilles et les jeunes pousses de cette plante, ainsi que la moelle et les bourgeons des Papyrus.

Les deux formes s'habituent à une nourriture beaucoup plus variée en captivité. Ces animaux restent en général très friands de Graminées dont ils acceptent de nombreuses variétés : ils aiment notamment les tiges de Blé, les tiges et les feuilles

Source : MNHN, Paris

Fig. 99, *Hapalemur griseus* mâle en train de manger un rameau de Bambou.

de Chiendent *(Agropyrum)* et de Dactyle *(Dactylis glomerata)*. Ils mangent des fruits divers, mais préfèrent les pommes qui pourraient facilement devenir la base de leur régime. Ils aiment aussi les bananes, les carottes, les concombres et acceptent de manger du riz au lait et de boire du lait.

Hapalemur griseus occidentalis a été observé dans la forêt de Tsimembo, près du lac Masama en train de manger des fruits de *Flacourtia ramontchi* (« Lamoty ») et de Dattier sauvage (« Taratra »).

B) *Hapalemur simus*. — Comme *H. griseus*, cet animal se nourrit surtout au lever du jour et le soir. En février, sa nourriture semble essentiellement composée de tiges de Bambou. Sa très forte dentition lui permet d'attaquer les tiges d'un dia-

Source : MNHN, Paris

mètre de 10 à 20 cm. En peu de temps, il entame l'écorce qu'il arrache avec ses incisives pour manger le cœur de la tige. En février, période de forte croissance des bambous, il attaque systématiquement l'extrémité des tiges de 4 ou 5 m de haut ou recherche les jeunes pousses à un mètre du sol pour en manger l'extrémité.

En avril, la croissance des bambous est terminée, il n'y a plus de jeunes pousses. Les animaux attaquent cependant encore les tiges pour manger la zone de croissance au niveau des nœuds. Ils doivent en outre consommer des jeunes pousses de Ravenala et de palmier ainsi que certains fruits en imitant les *Lemur fulvus rufus* avec lesquels on les rencontre pendant cette période de l'année.

Les excréments d'une femelle capturée à cette époque contenaient essentiellement des graines d'un palmier du genre *Dypsis* (environ 100 g de graines) ce qui prouve qu'ils en consomment les fruits.

En captivité ces animaux ont immédiatement accepté les pousses de gros bambous qu'ils déchiquetaient rapidement. Ils mangent aussi, comme les *H. griseus*, les feuilles et les brindilles du sommet des tiges des petites espèces de Bambou. Ils consomment en outre des bananes, dont ils laissent les peaux, et des ananas, dont ils laissent aussi la partie superficielle dure. Ils acceptent aussi du pain, des bibasses, des carottes et du riz.

5) Reproduction.

A) *Hapalemur griseus*. — Chez *H. griseus*, les sexes sont assez difficiles à distinguer. Les testicules sont peu visibles et c'est par l'observation des glandes de marquage et du comportement que l'on peut généralement différencier au premier coup d'œil, mâles et femelles.

a) *Reproduction à Madagascar*. — Dans la région de Maroantsetra, la mise bas d'*H. g. griseus* a lieu en décembre-janvier. C'est à ce moment-là que les paysans capturent des jeunes, souvent en tuant des adultes.

Dans un groupe d'*H. g. alaotrensis*, nous avons pu observer en juillet un jeune dont la taille était d'envrion la moitié de celle d'un adulte, ce qui, par comparaison avec *Hapalemur g. griseus*, correspond à un âge d'environ 6 mois. Cela s'accorde avec les dires des pêcheurs selon lesquels les naissances ont lieu en janvier-février. Le jeune serait toujours unique et, dès sa naissance porté sur le dos de la mère, jamais sur le ventre.

b) *Reproduction en captivité*. — Deux *H. g. griseus* mâle et femelle apprivoisés en semi-liberté et conservés depuis l'âge d'un an en captivité nous ont permis de faire une étude assez détaillée du comportement au cours de la fécondation et de la reproduction (Petter et Peyrieras 1970). La seule mention antérieure d'une naissance en captivité (Arnoult 1954) faisant seulement brièvement état du comportement de la femelle juste après la naissance.

Notre femelle, conservée en cage depuis 1967 (avec un autre Lémurien pour lui éviter la solitude) avait montré en janvier 1968 un comportement particulier lié à sa première période d'œstrus (qu'elle présentait donc à l'âge de 2 ans). Au même moment, une femelle plus vieille montrait le même comportement. Ces deux femelles acceptaient, non seulement qu'on leur caresse le ventre mais se prêtaient avec complaisance aux manipulations de leur clitoris, d'ailleurs enflé et rose à cette

Source : MNHN, Paris

période — ce qu'elles n'auraient en aucun cas toléré à un autre moment. Les femelles émettaient de temps en temps des petits cris aigus et un autre cri très bruyant et caractéristique (voir cri sexuel dans les signaux auditifs), se déclenchant brusquement à l'occasion d'une faible excitation (porte fermée ou bruit quelconque).

Nos deux jeunes animaux, le mâle et la femelle, furent donc réunis en novembre 1968. Dès le milieu de ce mois, nous avons remarqué une irritabilité plus grande de la femelle qui grognait très fréquemment et qui réagissait d'une façon moins confiante à notre approche, ouvrant plus fréquemment la bouche dans une posture de défense caractéristique à l'approche de la main. Elle se laissait cependant facilement caresser, mais demeurait inquiète.

Parallèlement, le mâle semblait s'intéresser de plus en plus à elle, venant la lécher plusieurs fois dans la journée, flairant son clitoris et « marquant » abondamment les montants de la porte et les branches de la cage.

Accouplement. — L'accouplement a été vu le 6 janvier 1969. Il faisait nuit et la scène a été observée à la lunette infra-rouge pour ne pas gêner les animaux :

A 18 h, le mâle vient lécher longuement le clitoris de la femelle. Celle-ci le laisse faire et reste en position raidie, posée sur ses quatre pattes sur une branche inclinée. Immédiatement après, le mâle lèche trois fois de suite sa brosse cornée et son avant-bras et saute sur une autre branche.

A 18 h 10, après avoir longuement léché le clitoris de la femelle, l'accouplement a lieu. La femelle, debout sur une branche qui bifurque, est en position assez stable. Les pieds du mâle sont posés sur les jambes de la femelle et il lui tient les flancs avec les mains. Les deux queues sont dirigées vers le sol. Elles sont raidies et bougent sans arrêt. On voit nettement l'introduction du pénis suivi par les mouvements spasmodiques du mâle. Les animaux restent un moment immobiles et après 5 minutes la femelle glisse et les deux animaux restent suspendus sous la branche. La femelle semble souffrir et cherche à se séparer sans y réussir pendant plusieurs secondes; elle fait plusieurs mouvements de tête vers sa région génitale, comme pour aider à la séparation. Les animaux, une fois séparés, se lèchent mutuellement avec beaucoup d'application, le mâle léchant le dos de la femelle, puis les cuisses, le cou, etc. Parfois ils se lèchent mutuellement, mais le plus souvent, l'un s'arrête pour se mettre en meilleure posture. Il semble y avoir à peu près égalité dans les temps de léchage réciproque.

A 20 h, après une brève séparation, la femelle pousse de petits cris aigus (type de cris entendus normalement seulement en période d'œstrus). Le mâle se rapproche immédiatement et la lèche à nouveau.

Le 7 janvier à 9 h, les deux animaux étaient normalement actifs dans leur cage. La femelle avait toujours l'air aussi excitée. Elle acceptait les caresses et tolérait qu'on lui touche longuement le clitoris. Très nerveuse, elle bougeait sans arrêt dans sa cage. Le mâle, très calme, la regardait et parfois, quand on la caressait, se rapprochait ou regardait en mettant un doigt dans sa bouche.

Pendant les mois de janvier, février et mars, les deux animaux ont gardé un comportement normal, mais la femelle a continué à manifester une certaine excitation. Le 15 avril, elle se laissa caresser et il fut possible de lui tâter longuement le ventre et de sentir nettement une masse dure au toucher. Plusieurs abris furent alors installés dans la cage.

Source : MNHN, Paris

Naissance du jeune. — La naissance eut lieu le 25 mai, probablement très tôt le matin. A 9 heures, la mère fut observée dans un nichoir avec son jeune. La durée de gestation d'*Hapalemur griseus griseus* est donc de 140 jours (soit 4 mois et 20 jours). Elle est supérieure de douze jours à celle de *Lemur fulvus*.

Comportement agressif de la mère après la naissance. — Le jour de la naissance, à notre entrée dans la cage, la mère très excitée sortit du nichoir en grognant. Laissant le jeune à l'intérieur, elle bondit à la figure de celui qui lui apportait à manger et le mordit à la main avant de rentrer dans le nichoir. Par la suite, devant l'agressivité permanente de la femelle, nous avons dû mettre de gros gants, un manteau et nous protéger la figure pour pénétrer dans la cage.

Lorsqu'elle sortait du nichoir, la femelle montrait en outre une très intense activité de « marquage », frottant son clitoris sur tout ce qui l'entourait en poussant des grognements. Alors qu'avant la naissance du jeune, cette femelle, très apprivoisée, se laissait facilement caresser, elle s'est brusquement transformée en un animal agressif, bondissant et mordant tout ce qui s'approchait. La présence près de sa cage d'un observateur la mettait en rage, elle grinçait des dents et bondissait contre la paroi vitrée, mordant avec fureur l'encadrement de la vitre. Dans ces moments d'hyper-excitation, le mâle lui-même n'était parfois pas épargné. Il se tenait souvent sur ses gardes et s'éloignait d'elle pour ne pas être mordu.

Ce changement total de comportement après la mise-bas chez *Hapalemur griseus* ne semble se retrouver que chez *Varecia variegata* (qui a, lui aussi, l'habitude de déposer son jeune sur un épiphyte ou sur une fourche au lieu de le porter agrippé constamment à sa fourrure comme les autres *Lemur*) et peut-être chez *Propithecus diadema* et *Indri*.

Cette agressivité semble étroitement liée à la défense du jeune. Au lieu de fuir en l'emportant sur elle, comme le font les *Lemur macaco* et *fulvus*, la femelle doit défendre activement la zone où le jeune a été déposé et où il reste caché et muet. Ce comportement s'estompe d'ailleurs, peu à peu, et deux mois après la naissance, la femelle redevient plus confiante.

Soins du jeune. — En dehors de ces périodes d'hyperexcitation, toute l'activité de la mère était consacrée les premiers jours aux soins du jeune qu'elle déposait au fond du nichoir et protégeait de son corps. Elle se retournait seulement de temps en temps, prête à bondir, quand on l'observait à travers les vitres de sa cage. Lorsque le jeune était dans le nichoir il était impossible de le voir, mais on pouvait deviner, d'après les mouvements de la mère, qu'elle le léchait fréquemment. Au cours de l'après-midi du premier jour, le mâle fut observé en train de le lécher sur le toit du nichoir. La mère, pendant ce temps, se tenait à côté et se préparait à bondir au moindre bruit. Ce n'est que vers la fin de la journée qu'elle vint prendre un peu de nourriture.

Transport du jeune (fig. 100 à 102). — Au cours de la première journée la mère déplaça deux fois son jeune pour le porter dans un autre nichoir. Elle le tenait alors dans sa bouche, serré entre les dents juste derrière la tête, pendant qu'il s'agrippait avec ses pattes à sa poitrine (position que nous avons observée aussi chez des *Lepilemur*). A deux autres reprises nous l'avons vu grimper sur son nichoir avec le jeune accroché à ses poils sur son flanc gauche. Le lendemain, le petit fut aperçu agrippé transversalement sur le dos de la femelle. Par la suite, lorsqu'on rendait le jeune

Source : MNHN, Paris

à sa mère après l'avoir pris pour le peser, elle se précipitait sur lui et le saisissait avec sa bouche pour l'aider à s'agripper sur sa poitrine ou son flanc avant de le porter dans le nichoir.

Vers la fin de la journée le jeune fut aperçu accroché sur le flanc gauche du mâle et fréquemment par la suite il fut observé sur le dos de ce dernier.

Description du jeune. — Peu après sa naissance, le jeune put être observé dans le nichoir que la mère venait de quitter. Il était couché à plat ventre sur la paille, les pattes postérieures tendues en arrière, les pattes antérieures repliées et la queue allongée. Ses poils étaient encore humides et plaqués par endroits.

Lorsqu'on ouvrit la porte de la cage, la mère sortit comme un diable de sa niche, entraînant son jeune qui était agrippé transversalement sur son dos et qui tomba sur le sol d'un mètre de haut. Il pesait 48 g et était beaucoup plus développé qu'un jeune *Lemur macaco* ou *fulvus* à la naissance (Film : *Hapalemur griseus*, PETTER, 1972).

Fig. 100, *Hapalemur griseus* — Le jeune âgé de 3 jours sait déjà s'aggripper à une branche. Il est à la naissance plus développé qu'un jeune *Lemur*.

Source : MNHN, Paris

BIBL. MUSÉUM PARIS

BIBL. MUSÉUM PARIS

Fig. 101, *Hapalemur griseus* transportant son jeune.

Source : MNHN, Paris

Fig. 102, *Hapalemur griseus* femelle avec son jeune. Attitude caractéristique de reconnaissance nez contre nez que l'on observe aussi entre adultes.

Une épaisse fourrure brun chocolat recouvrait tout son corps, même le ventre (qui, chez un *Lemur* nouveau-né, est complètement nu). Sa tête paraissait relativement à celle d'un *Lemur*, très grosse par rapport au corps. Ses yeux marron étaient bien ouverts. Mis sur le sol, il resta posé sur les pattes repliées, les bras écartés. Il savait tourner la tête qu'il tenait nettement soulevée et ouvrait la bouche comme pour mordre quand on approchait la main. Il ne tenait pas debout sur ses pattes, mais tentait de se relever. Il ne poussait aucun cri pendant qu'on le tenait (alors que les jeunes *Lemur fulvus*, dans la même situation, gémissent constamment).

Par la suite, au cours des pesées régulières, nous avons toujours remarqué ce comportement discret du jeune, très différent de celui du jeune *Lemur*. Lorsqu'il ne voit ni n'entend sa mère, il reste immobile et muet. Il n'émet de petits cris d'appel que s'il l'entend et cherche alors à se déplacer dans sa direction.

Il sait s'agripper au pelage de sa mère dès la naissance, mais la force de ses doigts est inférieure à celle du jeune *Lemur*, car on peut facilement l'arracher de la fourrure où il s'agrippe (alors que c'est très difficile pour un jeune *Lemur*).

Source : MNHN, Paris

6) Moyens d'intercommunication.

A - *Hapalemur griseus* (fig. 103).

Signaux auditifs. — Les manifestations sonores d'*Hapalemur griseus* bien que nombreuses et variées, sont en général assez discrètes et adaptées à une vie en grande partie nocturne dans une végétation dense.

(*a*) *Cris de contact et de recherche du contact.*

Ronronnement. — Lorsqu'il est léché par sa mère ou qu'on le caresse, le jeune émet un ronronnement comparable à celui de *Microcebus murinus.* Un tel ronronnement a été aussi observé chez des adultes apprivoisés chaque fois qu'on les caressait.

Cri du jeune et réponse de la mère. — Le jeune *Hapalemur*, à la différence des Lémurs, n'est pas porté constamment par la femelle. Celle-ci peut le transporter dans sa bouche mais le dépose le plus souvent au milieu du feuillage, sur une branche, où il sait très bien s'agripper dès la naissance. Il reste généralement immobile et silencieux en l'absence de la mère.

Il guide son approche par une plainte aiguë et tremblée, sorte de « oeeeee » à laquelle la mère répond par des « on » brefs et des ronflements très graves. Ceci est à rapprocher du comportement de la plupart des formes nocturnes qui pratiquent le *baby parking.*

(*b*) *Cris de liaisons sonores.* — Il est souvent difficile, parmi la multitude de formes des signaux échangés de préciser leur rôle exact, certains passant d'une forme simple et discrète à une forme plus complexe.

Cris de cohésion. — Des petits grognements, sortes de « on » brefs, sont normalement émis en permanence par tous les individus d'un groupe en activité. Les animaux gardent ainsi constamment le contact entre eux malgré la densité de la végétation et l'obscurité.

Ces grognements peuvent être dans certains cas très variés en intensité, rythme et tonalité. C'est ainsi qu'ils peuvent passer progressivement du « on » à des sortes de bêlements ou à des plaintes. Ce dernier type de cri, avec réponses identiques ou plus brèves, est notamment émis de temps en temps lorsque deux animaux viennent à la rencontre l'un de l'autre pour se lécher.

Liaisons à distance. — En plus des faibles grognements de contact mentionnés plus haut, *Hapalemur griseus* émet de temps en temps des « coooee » plus forts, isolés, plus ou moins prolongés, destinés probablement à une signalisation des individus à plus grande distance. Quand il émet ce cri, l'animal est en général immobile, le regard dans le vague. Un autre lui répond souvent de façon identique ou par un grognement simple.

Cris sexuel. — Les mâles et les femelles *Hapalemur griseus* émettent, pendant les périodes de forte excitation sexuelle, un cri très caractéristique. Il commence par une phase très aiguë de faible intensité tremblée se continuant par une succession rapide de sons très sonores de basse fréquence.

(*c*) *Cris d'alarme.*

Alarme faible. — La signalisation d'une situation d'alerte légère commence toujours par des grognements faibles et rapides qui se transforment en un double

Source : MNHN, Paris

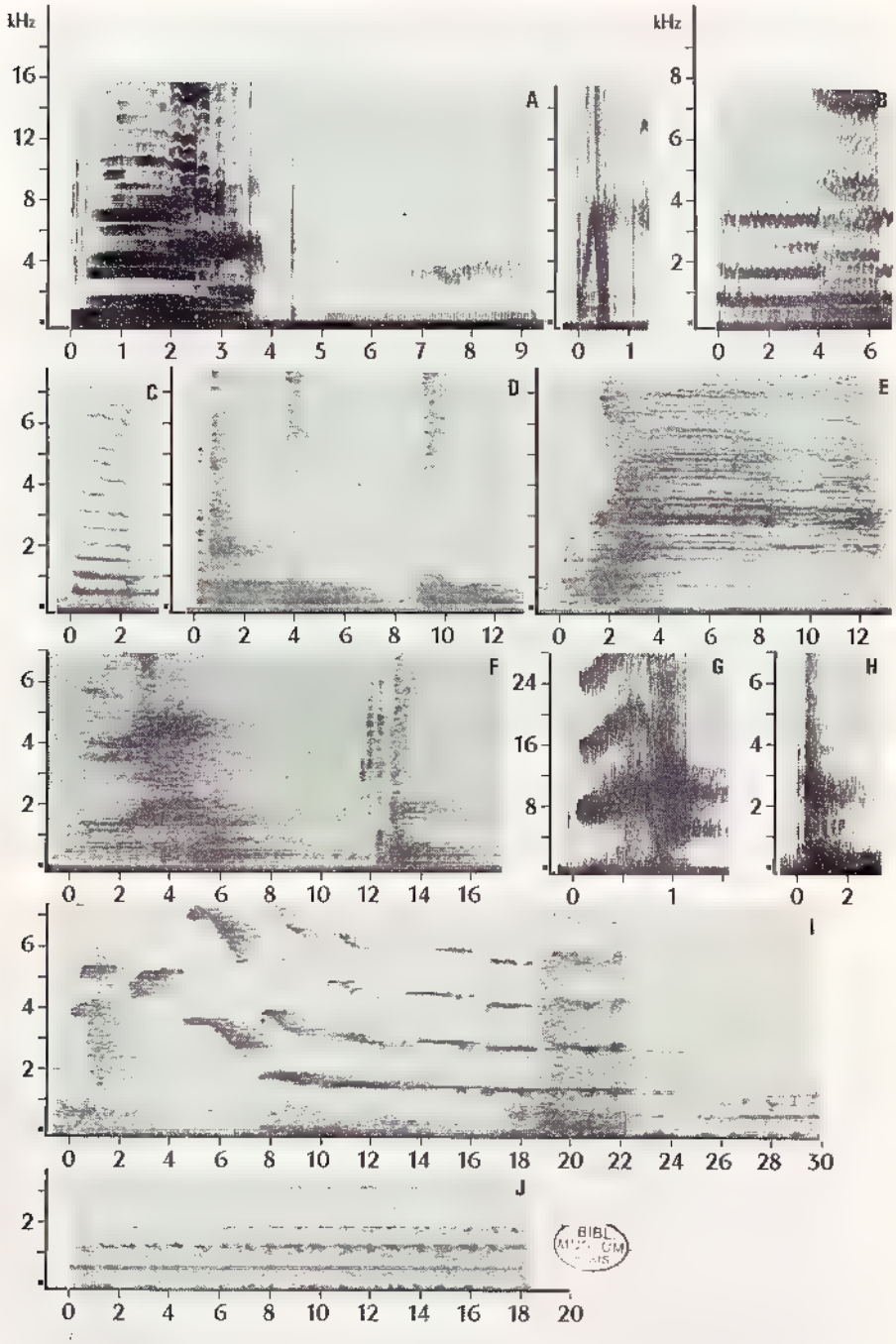


Fig. 103, *Hapalemur griseus*.

A : Cri en forme de plainte émis par un jeune voyant sa mère dont il est séparé et l'appelant. Chez l'adulte, un cri semblable mais plus tremblé, rappelle un bêlement. Ce cri est suivi d'un long « arrrrr » très grave de la mère auquel le jeune répond par un « quick » aigu de détresse (16 000 *Wide* V.n.).

Source : MNHN, Paris

grognement, sorte de « co-dot » très caractéristique. Tous les individus du groupe émettent ce cri d'alarme en regardant intensément l'intrus.

Alarme moyenne. — L'intensité de ces grognements d'alarme varie selon l'importance du dérangement. Ils peuvent devenir très sonores et être entrecoupés par un autre cri, sorte de « rou-fou ».

Alarme forte. — Si l'intensité de l'excitation augmente, les « co-dot » puissants sont suivis par un « co ouiiiiii » parfois très prolongé et généralement poussé à l'unisson par plusieurs individus, cri qui ressemble au « crouiii » d'alarme des Lémurs.

(*d*) *Cris de refus de contact*

Grincement de dents. — La colère chez les *Hapalemur griseus* se traduit souvent par des grincements de dents très audibles chez les animaux captifs. De telles manifestations accompagnées de simulacres d'attaque sont nombreuses lors de la naissance du jeune. La mère devient alors très agressive et ne le laisse approcher par personne.

Cri de colère. — Lors de l'approche d'un animal étranger (Tanrec, Chat...), *Hapalemur griseus*, après des manifestations d'alarme nombreuses peut accompagner un simulacre d'attaque ou une attaque rapide d'un cri de colère « co-dot » brusque, unique et beaucoup plus intense que le « co-dot » des alarmes. Ce cri, lors d'une manifestation agressive plus intense et très rapprochée peut se transformer en un « creee » bref de très forte intensité. On peut considérer qu'il s'agit là d'une transformation progressive d'une alarme vers un cri d'intimidation.

(*e*) *Cri de détresse.* — Aucun cri de détresse n'a été remarqué lors de la capture des animaux.

B : Le jeune peut aussi émettre une plainte fortement modulée surtout en intensité, à laquelle répond ici une sorte de bêlement du mâle (entre 0,4 et 0,6 sec). La plainte du jeune peut aussi se terminer par une fréquence plus aiguë « quaaaik » (16 000 V.n.).

C : Signal « on » émis régulièrement par les individus d'un groupe et servant à assurer la cohésion (8 000 *Narrow* V.n.).

D : Sorte de grognements « Rou-fou » mélangés au « Co.dot » d'alarme faible et marquant. une excitation plus forte. Sur le sonogramme : un « Co-dot » est suivi de 2 « Rou-fou » (8 000 *Narrow* V.n.).

E : Cri d'alarme forte émis avec ensemble par plusieurs individus d'un groupe, « Co-ouiiiii... ». Il suit en général des « co-dot » de plus en plus rapprochés et intenses (8 000 *Narrow* V. n.).

F : Cri d'appel d'un animal isolé, « Croee » suivi d'un « co-dot » (8 000 *Narrow* V. n.)

G : Cri de détresse aigu et puissant, répété parfois en séries, toutes les secondes, émis par un jeune quand on le prend à sa mère. Celle-ci répond généralement par des « co-dot » (16 000 *Wide* V/2).

H : Grognement agressif, fortement amplifié sur la 2e syllabe, émis par un animal adulte mis en présence d'un Tanrec et exécutant un simulacre d'attaque (16 000 *Wide* V. n.).

I : Signal sexuel : deux cris aigus sont suivis de deux cris dont la fréquence décroît puis de six cris de fréquence identique et par une succession de soufflements graves « cha-cha-cha... » à cadence rapide, s'amplifiant progressivement puis diminuant d'intensité.

Source : MNHN, Paris

B - *Signaux olfactifs.* — Les glandes du bras et de l'avant-bras des *Hapalemur* sont très comparables, au point de vue histologique, à celles des *Lemur catta.* Ces glandes sont déjà en place sous forme d'ébauche chez le mâle *H. griseus* vers la fin de la vie fœtale (Affolter 1938).

Le « marquage » est très intense chez les *Hapalemur griseus.* Mâle et femelle « marquent » fréquemment, bien que de façon différente, ce qui les entoure. Contrairement aux *Lemur macaco* qui déposent leurs excréments un peu partout, les *Hapalemur griseus* apprivoisés peuvent laisser parfois, en guise de « marquage », quelques gouttes d'urine sur l'épaule de quelqu'un, mais jamais d'excréments. En semi-liberté ou en captivité, ils ont l'habitude de déposer leurs excréments toujours à peu près au même endroit. Leur cage est facile à conserver propre à cause de cette habitude. Il n'en est jamais de même avec les *Lemur.* Dans un groupe, que nous avons conservé en captivité, la femelle, plus active que le mâle, était fréquemment sur le qui-vive, grognant au moindre bruit et cherchant à sortir par la porte entrebaillée pour aller dans le couloir de l'animalerie et « marquer », en y frottant son clitoris d'où perlaient quelques gouttes d'urine, le bas d'une porte de cage ou les pieds d'une table. Lorsqu'elle « marque » ainsi un objet, la femelle appuie fortement son ventre sur le support et le frotte à plusieurs reprises par des mouvements latéraux et d'avant en arrière de tout le corps. Elle écrase ainsi son clitoris sur le support qui se trouve enduit de quelques gouttes d'urine, ainsi probablement que de la sécrétion de glandes particulières (fig. 104 et 105).

Fig. 104, *Hapalemur griseus.* — Couple. La femelle portant son jeune « marque » l'écorce en y frottant son clitoris.

Source : MNHN, Paris

Fig. 105, *Hapalemur griseus.* — Femelle en train de marquer un tronc.

Fig. 106, *Hapalemur griseus.* — Mâle en train de « marquer » un tronc avec les glandes de ses avant-bras.

Source : MNHN, Paris

Le mâle, suivant la femelle, s'arrête aux emplacements marqués et flaire longuement l'urine qu'elle y a déposée avant de les « marquer » à son tour. Pour ce « marquage », le mâle, en position assise, frotte plusieurs fois et alternativement ses avant-bras sur sa poitrine homolatérale d'un mouvement tournant de haut en bas et de l'extérieur vers l'intérieur. Puis il empoigne le support en y entourant sa main et son avant-bras et, se reculant avec force, il y frotte sa brosse cornée de l'avant-bras qui glisse sur le support (fig. 106), tandis que le poignet se déplie. Ce « marquage » très caractéristique est souvent renouvelé, après avoir à nouveau flairé l'endroit, soit avec le même avant-bras, soit avec l'autre — parfois après une nouvelle imprégnation de ceux-ci par les glandes de l'épaule. Ce mouvement particulier avant le « marquage » a, comme nous l'avons décrit, pour effet de mettre en contact les glandes scapulaires et la brosse cornée de l'avant-bras. Les *Hapalemur griseus*, comme les *Lemur catta* marquent aussi fréquemment leur queue de la même manière qu'une branche. L'animal, en position assise, la queue passant sous sa cuisse et remontant devant lui est frottée à plusieurs reprises entre les peignes cornés de l'avant-bras. Ce comportement est accompagné d'une émission sonore spéciale, très aiguë. L'*Hapalemur*, se déplaçant ensuite, ne semble cependant, contrairement au *L. catta*, faire aucun mouvement spécial avec sa queue pour diffuser l'odeur.

Le léchage de la salive humaine ou le contact avec une fleur peuvent déclencher un comportement de marquage qui parfois ne se manifeste que par une ébauche du geste, l'animal commençant à frotter son avant-bras sur sa poitrine sans « marquer » ensuite un objet.

On peut considérer que, chez la femelle captive, le comportement de « marquage » se déclenche chaque fois qu'il y a une excitation particulière (bruit ou mouvement à l'extérieur de la cage, pénétration à l'intérieur). Ce « marquage » fut beaucoup plus fréquent que normalement pendant les deux mois qui ont suivi la naissance du jeune. Chaque fois qu'elle pouvait sortir de sa cage, la femelle « marquait » très activement tous les supports verticaux (pieds de table, pieds de chaise, bas de portes).

Chez le mâle captif, le comportement de « marquage » se déclenche comme nous l'avons vu généralement après qu'il ait flairé la « marque » laissée par la femelle. S'il est excité il peut grimper à une branche qu'il « flaire » et « marque » à plusieurs endroits où la femelle a déjà probablement frotté son clitoris. Lorsqu'il peut sortir de sa cage, le mâle cherche en général à « marquer » les mêmes supports que la femelle. Son comportement de « marquage » est donc le plus souvent déclenché par celui de la femelle.

C - *Signaux visuels.* — Chez cette espèce, les attitudes et mimiques servant de moyens d'inter-communication semblent assez peu nombreuses. Nous avons déjà dit que les *Hapalemur griseus* apprivoisés n'avaient le plus souvent pas d'attitude agressive particulière. S'ils mordent, c'est sans prévenir. Seule la femelle, peu après la parturition, en montre une très nette; nous la décrivons à propos du comportement de la mère à la mise-bas du jeune.

Un curieux comportement de contact existe normalement chez les animaux faisant partie d'un groupe. Deux individus, même très familiers entre eux, s'approchent l'un de l'autre, le corps tendu et la bouche ouverte, comme pour mordre, et

Source : MNHN, Paris

se flairent mutuellement le museau. On remarque en général la même réaction quand on tend un objet à un *Hapalemur*. Il fait face, la bouche ouverte si on approche la main et même, si le geste est trop brusque, il esquisse un simulacre de morsure pour arrêter la main qui est ensuite flairée et léchée abondamment.

Le *grooming* est très fréquent chez *H. g. griseus*. Nous avons pu l'observer particulièrement bien sur le couple que nous avons conservé en captivité dès novembre 1968 en vue d'une reproduction. Les deux animaux dormaient serrés l'un contre l'autre et avaient fréquemment de longues périodes de « *grooming* » réciproque. Comme tous les autres Lémuriens, sauf le Aye-Aye, *Hapalemur* n'utilise pour cette activité que les incisives inférieures adaptées à cet effet; les doigts n'interviennent jamais comme chez les vrais singes. Dans ses contacts avec les humains, *Hapalemur* montre souvent une manifestation de « *grooming* » semblable au *grooming* inter-individuel. Il s'intéresse beaucoup aux cheveux, s'appliquant à les « peigner » particulièrement au niveau du cou et mordillant la peau à leur base.

Hapalemur simus.

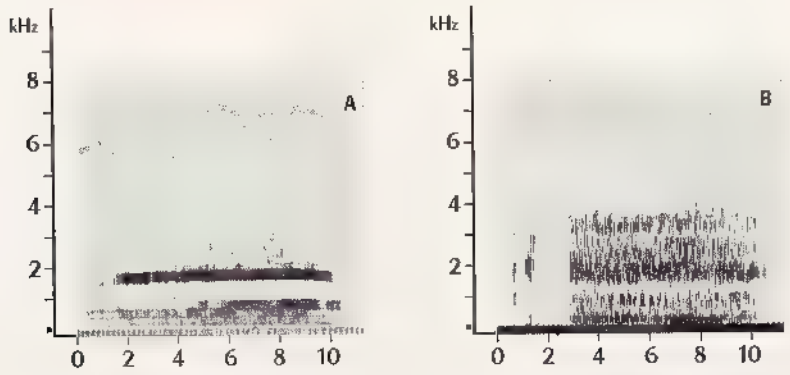


Fig. 107, *Hapalemur simus.*

A : Signal de contact. Sorte de long « beuglement » probablement homologue du « bêlement des *H. griseus*. Ce cri est aussi fortement tremblé (8 000 *Wide* V. n.).

B : Cri d'alarme caractéristique ressemblant un peu à un rugissement : « Ouik-graaaaaaa... » et d'intensité décroissante et souvent répété rapidement en longues séries (8 000 *Wide* V. n.).

A - *Signaux auditifs.* — Les cris des *Hapalemur simus* sont nettement différents de ceux des autres Hapalemurs. Nous en avons distingué deux types que l'on peut interpréter comme des cris de contact et des cris d'alarme (fig. 107).

Cri de contact. — Une sorte de plainte que l'on peut imiter par un « on on » prolongé, assez puissant, dont l'intensité monte puis descend rapidement. Ce cri semble être émis dans des situations équivalentes à celles du bêlement d'*Hapalemur griseus* et semble donc être un signal de cohésion.

Cri d'alarme. — Des rugissements puissants et graves, sortes de « grrraaa », d'intensités décroissantes, parfois divisés en deux temps, peuvent se succéder assez rapidement en longues séries. Ces cris sont émis lorsque les animaux sont dérangés dans leur habitat.

Source : MNHN, Paris

B - *Signaux olfactifs.* — *H. simus* possède, comme *H. griseus*, des glandes brachiales et antébrachiales mais elles sont plus rapprochées et situées sur la face interne du bras, de part et d'autre du coude. Leur usage est très comparable chez les deux espèces.

Avec PEYRIERAS, nous avons observé à plusieurs reprises le marquage par un mâle d'un tronc vertical d'environ 8 cm de diamètre. L'animal frottait ses zones glandulaires sur le support en tirant le bras avec un large mouvement de l'épaule vers l'arrière.

Les *H. simus* mâles possèdent en outre une large zone glandulaire sous le cou. Cette glande a une odeur très forte et bien reconnaissable qui reste encore sensible sur les animaux conservés « en peau ». Elle leur sert à marquer certains supports de leur domaine vital.

7) VIE SOCIALE.

Groupes et domaine vital.

A - *Hapalemur griseus.* — C'est entre 17 et 18 h le meilleur moment pour observer les *Hapalemur* dans la nature. Malheureusement, leur grande sensibilité empêche les observations rapprochées et la faible luminosité du crépuscule rend l'observation peu facile de loin.

Pour *Hapalemur griseus griseus*, on trouve en général un groupe de trois à cinq individus dans une touffe de bambous, rarement plus. Il est à peu près impossible de loin de déterminer les sexes, mais plusieurs séries de captures réalisées en isolant une touffe habitée nous ont permis de trouver dans un même groupe : 1 mâle adulte, 1 ou 2 femelles adultes et 1 à 2 jeunes. Ces animaux semblent donc vivre le plus souvent par petits groupes familiaux, mais nous n'avons aucune information sur la permanence de ceux-ci et les paysans signalent avoir vu parfois en janvier des rassemblements plus importants. RANDRIANASOLO (comm. pers.) a observé en juillet dans l'Ouest, à 10 km à l'Est de Bemamba, vers 6 h du matin, une troupe d'une trentaine d'*H. g. occidentalis* dans le même groupe d'arbres. Ils étaient en compagnie de *Lemur fulvus rufus* à proximité de bambous lianes (Viky) au bord des rizières.

Dans la région de Maroantsetra, bien que les touffes de bambous où vivent les *Hapalemur* soient presque toutes « exploitées », chacune d'elles ne contient pas forcément des animaux. Il semble qu'un groupe puisse vivre dans 2, 3 ou 4 touffes de Bambous suivant leur importance. Les animaux restent toujours ensemble. On peut les trouver selon les jours dans l'une ou l'autre des touffes, mais ils cherchent plutôt à passer leur journée dans celle qui est la plus éloignée des activités humaines. Les animaux passent d'une touffe à l'autre en cheminant rapidement dans la végétation près du sol.

Nous ne pouvons rien affirmer de précis sur la structure sociale de la sous-espèce de grande taille que nous avons observée au lac Alaotra, cependant nos observations sont suffisantes, et confirmées par le témoignage des pêcheurs, pour affirmer qu'au moins en juillet, les animaux vivent par petits groupes qui sont nettement séparés les uns des autres :

Source : MNHN, Paris

— Un premier groupe de quatre animaux a été vu sur la droite d'un chenal à 50 m de la rive. Le lendemain ces quatre animaux ont été revus de jour au même endroit et trois paires d'yeux y ont été vues la nuit, à la lampe électrique.

— Un animal endormi a été vu à environ 30 m plus loin, sur la gauche du canal. Un groupe de trois a été observé au même endroit en rentrant.

— Deux animaux ont été aperçus du même côté à environ 50 m plus loin et ont crié à notre approche en fuyant. Deux paires d'yeux ont été vues la nuit à la lampe électrique au même endroit.

— Un groupe de trois ou quatre a été vu à environ 100 m de là sur la droite du canal.

Selon les pêcheurs, on les rencontre généralement à cette époque par groupes de trois ou quatre. Un peu plus tard on en trouverait parfois des groupes d'une dizaine et, en février, au moment des hautes eaux, des bandes de 30 ou 40. Ils seraient alors très bruyants. Quand il y a de fortes pluies, ils se rapprocheraient parfois en bandes des rives du lac.

Au cours de nos observations, un animal excité de l'un des groupes a été nettement vu frotter ses avant-bras sur une tige, comme le fait *Hapalemur g. griseus* pour « marquer » un support.

B - *Hapalemur simus.* — Les groupes d'*Hapalemur simus* semblent un peu plus importants que ceux des *Hapalemur griseus.* Les animaux que nous avons observés en février étaient par petites bandes de 5 à 6 individus. Ils se déplaçaient en compagnie de quelques *Hapalemur griseus* qui dormaient dans leur voisinage.

En avril, un groupe d'une dizaine, observé vers 17 h en déplacement, se dirigeant d'une zone de bambous et Ravenalas vers la forêt dense, étaient en compagnie d'une dizaine de *Lemur f. fulvus* (forme de l'Est). Il n'y avait pas alors d'*Hapalemur griseus* avec eux.

Il est encore impossible d'évaluer l'étendue du domaine vital de ces animaux. Une troupe que nous avons observée se déplaçait au cours de la journée sur environ 200 m. L'importance des dégâts observés dans le peuplement de bambous montre une action très importante de ces *Hapalemur* sur leur régénération. En février, une grande quantité de jeunes pousses sont détruites dès leur sortie du sol et de nombreuses tiges de plusieurs mètres sont attaquées à leur extrémité. Il est certain qu'une population trop forte d'animaux ne pourrait exploiter ce milieu sans qu'il en souffre et il est probable qu'un comportement territorial se manifeste au moins par marquage.

Les mâles ont une odeur extrêmement forte due à la sécrétion de la large glande qu'ils possèdent sous le cou, et nous avons très nettement remarqué, sans observer le comportement de marquage, que certainse zones de la forêt de bambous en étaient très imprégnées.

Relations inter-individuelles.

A - *Hapalemur griseus.* — Les difficultés des observations dans la nature nous ont incité à capturer un petit nombre d'*Hapalemur griseus griseus* pour les garder en captivité, de façon à pouvoir observer leur comportement. Deux types d'élevage ont été tentés : celui d'adultes pris dans la nature et celui de jeunes animaux.

Source : MNHN, Paris

Cas d'Hapalemur sauvages conservés en captivité. — Les *Hapalemur griseus* se montrent peu agressifs, aussi bien au moment de leur capture qu'en captivité, mais ils ne cherchent qu'à fuir et sont très craintifs, ce qui rend leur observation difficile. Les animaux adultes fraîchement capturés se groupent le plus souvent dans le coin le plus éloigné de leur cage et restent peu actifs. Ils occupent un temps considérable au « grooming » personnel et réciproque. Leur pelage s'en trouve peu à peu arraché par leurs incisives inférieures. Ils peuvent aussi présenter des plaies de léchage sur les mains et à l'extrémité de la queue. Un tel comportement n'existe jamais chez les *Lemur macaco* et *fulvus*. Après deux ans de captivité, les *Hapalemur* capturés adultes et sub-adultes restent à peu près aussi farouches et sauvages que lors de leur capture.

Jeu. — Chez les jeunes *Hapalemur griseus* conservés en captivité, le jeu prend une place de plus en plus importante au cours de la croissance. Au début, ils mordillent le doigt qui leur est présenté, puis s'éloignant et reviennent, en sautant brusquement sur la main, en variant à chaque fois leurs postures. A dix mois les sauts sont beaucoup plus importants. Le plus souvent les jeux sont orientés, prenant notre main comme partenaire et cherchant fréquemment à mordiller sans faire mal, sautant, puis revenant jouer après une grande course. Un animal en semi-liberté dont on s'occupe souvent peut continuer à jouer à l'âge adulte aussi bien avec des humains qu'avec un de ses compagnons.

Au cours des observations prolongées que nous avons pu faire sur de jeunes animaux, la comparaison avec de jeunes *Lemur fulvus albifrons*, élevés dans des conditions de semi-liberté, s'est montrée très instructive pour comparer les réactions de ces deux types de Lémuriens. Les jeux du jeune *Lemur* sont moins prolongés. Il change plus vite d'activité et se laisse « distraire » plus facilement. Le jeune *Hapalemur griseus* est susceptible au contraire d'une plus grande continuité : distrait une seconde par un bruit, il reprend néanmoins son jeu peu après.

Sociabilité. — Le jeune *Hapalemur griseus* comme le jeune *Lemur fulvus*, mais de façon plus assidue, passe de longs moments à lécher les personnes qu'il connaît. C'est en léchant, par exemple, qu'il répond à des caresses; le léchage commence donc le plus souvent comme un échange social, mais il se prolonge souvent par attirance pour le goût du sel.

Un jeune animal, vivant en semi-liberté, peut s'attacher plus particulièrement à une ou deux personnes avec qui il est le plus souvent et avec qui, en général, il se plaît à dormir pendant la nuit; mais il est fréquemment très familier avec tous les humains, connus ou inconnus.

Les *Hapalemur griseus* élevés près des humains depuis leur plus jeune âge peuvent s'habituer très vite à la captivité lorsqu'on veut les conserver en cage. Ils restent familiers et viennent tout de suite lécher et se faire caresser lorsqu'on vient les voir. Trois de ces animaux, un mâle de deux ans et deux femelles, furent ainsi conservés à Brunoy et installés dans de grandes cages. Les deux femelles, l'une de deux ans, l'autre un peu plus vieille, ne purent jamais être laissées ensemble, leur agressivité étant telle qu'elles se seraient entre-tuées rapidement. Le jeune mâle était par contre accepté par l'une comme par l'autre des femelles.

Plusieurs essais furent tentés pour faire cohabiter des *Hapalemur* sauvages et apprivoisés, mais l'agressivité des deux femelles captives vis-à-vis des animaux sauvages était telle qu'il fut immédiatement nécessaire de les séparer. Dès leur

Source : MNHN, Paris

entrée dans la cage, elles se montraient complètement dominantes envers tous les autres, attaquant aussi bien les adultes que les jeunes et présentant pour ces derniers un grave danger; elles cherchaient à les surprendre, sautant dessus par derrière, et les mordant sauvagement. D'après nos observations, il semble que les femelles apprivoisées soient nettement plus agressives que les mâles.

Contrairement à un *Lemur fulvus*, un *Hapalemur griseus* qui cherche à mordre ne le montre pas clairement. Il se dirige vers son « ennemi » sans précipitation. Il le mord brusquement, généralement à une patte arrière, puis s'immobilise et se retourne, en regardant à côté pendant que l'autre, cherchant à répondre ne paraît savoir que faire. Après quelques attaques de ce type, même un *Lemur fulvus* fuit, lorsqu'une femelle *Hapalemur griseus* s'avance et, dans une cage de 8 m sur 4 m où nous avions tenté l'expérience, une de nos femelles arrivait ainsi à occuper tout l'espace en ne laissant aucun repos aux *Lemur*.

Il arrive qu'un *Hapalemur griseus* apprivoisé vienne mordre « son maître » si celui-ci caresse un autre animal ou s'intéresse à un enfant, ou s'il s'est absenté. Il est capable de se souvenir d'une petite brutalité et peut aussi chercher à mordre quelqu'un chaque fois qu'il le revoit. Contrairement à un *Lemur* qui montre nettement par une posture caractéristique qu'il va mordre, un *Hapalemur* est capable de venir tout doucement et de contourner discrètement quelqu'un pour le mordre au lieu de l'attaquer de face.

Chez les jeunes de six mois à un an, ainsi élevés en semi-liberté, nous avons plusieurs fois remarqué, à l'occasion d'un dérangement quelconque dans l'environnement, un comportement hésitant, puis une tendance à rester immobile, le regard fixe avec un ou plusieurs doigts dans la bouche. Le mâle adulte de deux ans qui s'est reproduit en captivité en 1969 a gardé cette habitude. Il est possible qu'une insuffisance de contacts sociaux pendant le plus jeune âge soit la cause de cette attitude, car nous n'avons observé cette posture chez aucun adulte d'*Hapalemur griseus* sauvage, ni chez aucun de ceux qui furent capturés sub-adultes. Nous ne l'avons jamais vu non plus chez de jeunes *Lemur* élevés dans les mêmes conditions. (Elle a, par contre, été observée chez un jeune *Propithecus verreauxi* élevé en captivité depuis sa naissance.)

La plus grande agressivité des animaux apprivoisés par rapports aux animaux sauvages est probablement aussi à mettre en corrélation avec un manque de contacts sociaux dans le tout jeune âge. Une de nos femelles *Hapalemur griseus* présente même de temps en temps des crises d'excitation et d'agressivité contre elle-même où elle se mord la cuisse en se roulant par terre, type de comportement que nous n'avons jamais observé chez un *Lemur macaco* ou *fulvus*. Les *Hapalemur* apprivoisés présentent donc un comportement social nettement différent de celui des *Lemur* et, semble-t-il, beaucoup plus compliqué.

B - *Hapalemur simus*. — Nous n'avons aucun renseignement précis sur la vie sociale de cette espèce. Un mâle et une femelle conservés en captivité depuis un an ont montré un comportement agressif très différent de celui d'*Hapalemur griseus*. Cette espèce de grosse taille ne cherchait pas à fuir quand on approchait, mais se préparait calmement à mordre.

Les deux animaux, habitués maintenant à la captivité, ne sont plus du tout agressifs actuellement. Aucun jeune n'est encore né en captivité.

Source : MNHN, Paris

Un jeune d'environ 15 jours, que nous avons vu lors des premières observations le 11 février, était isolé dans un buisson, à proximité d'une troupe. Il était couvert de grands poils. C'est la seule information que nous possédions sur la reproduction de cette espèce.

8) Prédation. — Le principal ennemi des *H. g. griseus* est maintenant l'homme, qui le chasse pour le manger. Cet *Hapalemur*, s'habituant à un milieu dégradé pourvu qu'il contienne des Bambous, n'a que peu à souffrir de la destruction de la forêt. Il se peut même que, dans le milieu où nous l'avons étudié à Maroantsetra, il ait — l'homme mis à part — relativement moins de prédateurs qu'ailleurs, les Carnivores arboricoles étant surtout forestiers. Nous avons pu constater aussi, dans des zones anciennement brûlées et abandonnées où les Bambous ont entièrement remplacé la forêt, que les populations semblaient plus denses qu'en milieu non perturbé. C'est le cas, par exemple, comme a pu le vérifier Peyrieras (comm. pers.) dans la région de Sambava et Vohemar, près de Tamatave, entre Fénerive et Vavatena et dans la région de Mahanoro-Marolambo où ces animaux sont dans certains endroits exceptionnellement abondants.

L'abri fourni par les Bambous semble une bonne protection contre les Rapaces. Dans la région de Maroantsetra, les Buses malgaches *(Buteo brachypterus)* sont assez communes et représentent probablement un danger pour les jeunes. Bien que plus rare, le Polyboroïde *(Gymnogenys radiatus)* peut aussi être dangereux pour eux. Parmi les Reptiles, le Do *(Acranthophis madagascariensis)*, Serpent Boïdé de taille suffisante pour manger de gros *Lemur* (comme Peyrieras, comm. pers., a pu le constater pour *Lemur fulvus albifrons*) et très répandu partout, représente certainement un prédateur potentiel des *Hapalemur* adultes.

La sous-espèce, *H. g. alaotrensis*, de taille plus forte qu'*H. g. griseus*, subit probablement une moindre prédation naturelle. Son milieu plus « aquatique » est d'une pénétration plus difficile pour certains prédateurs, mais la végétation des phragmitaies protège certainement moins bien les jeunes contre l'attaque des Rapaces. Selon les pêcheurs, les petits Carnivores *Galidia elegans* sont communs dans la végétation du lac, ainsi que les gros Serpents boïdés Amanditra *(Sanzinia;* ces deux prédateurs peuvent certainement attaquer au moins les jeunes.

L'homme est actuellement le prédateur le plus dangereux pour cette sous-espèce. En octobre 1969, une visite dans les villages du bord du lac nous a permis d'observer les feux immenses allumés dans les roseaux. Les animaux, chassés par l'incendie, étaient tués en grand nombre ou capturés pour être mangés plus tard. Dans un village de la côte Ouest du lac, sept *Hapalemur* avaient été mangés la veille de notre passage. Nous avons pu acheter une femelle qui attendait son triste sort enfermée dans un panier.

7. — Genre **VARECIA** Gray

Varecia Gray, 1863, *Proc. Zool. Soc. London*, 1863, p. 135.

Caractères généraux. — Le genre *Varecia* ne comprend qu'une seule espèce : *Varecia variegata*. Souvent rattachée au genre *Lemur (Lemur variegatus)*, elle en diffère cependant très nettement par de nombreux caractères et sa séparation du groupe des *Lemur* nous paraît parfaitement justifiée.

Source : MNHN, Paris

Cet animal ne vit que dans l'Est de Madagascar. Il possède une épaisse fourrure et une couronne de longs poils entoure sa face.

Sa taille est le double de celle des *Lemur*. C'est un Lémurien massif au crâne plus allongé que celui des *Lemur* et aux molaires plus simples. Il semble lourd dans sa démarche, mais il est cependant d'une grande agilité quand il saute dans les hautes branches.

Les femelles ont trois paires de mamelles et donnent naissance à deux ou trois jeunes qui naissent dans un état plus primitif que les jeunes *Lemur*. La mère les dépose sur une branche ou une plante épiphyte. Elle les transporte, en cas de besoin, en les prenant dans sa bouche. Ils ne savent pas s'agripper au pelage des parents comme le font les jeunes *Lemur*.

De mœurs diurnes et crépusculaires, les *Varecia* vivent généralement en petits groupes familiaux de trois ou quatre individus. Ils se nourrissent comme les *Lemur*, surtout de fruits.

Certains de leurs cris sont d'une grande puissance, ressemblent à des rugissements aux sonorités variées et s'entendent de très loin dans la forêt.

Ils sont certainement, avec les *Propithecus diadema*, les plus menacés des Lémuriens de l'Est car, très appréciés pour leur chair, ils sont chassés partout et disparaissent avec une grande rapidité.

I. — Systématique et distribution géographique

1) Généralités. — Les variations importantes de la coloration de cette espèce ont été signalées depuis longtemps. Audebert (1797) et I. Geoffroy (1851) décrivaient trois formes. E. Geoffroy (1812), Gray (1870), Forbes (1874) et Hill (1953) en ont distingué quatre. A. Milne Edwards et A. Grandidier (1890) ont publié des planches correspondant à six variétés.

Sauf une forme dont les membres et la presque totalité du dos sont roux, tous les *Varecia variegata* ont la tête, la queue, les extrémités des membres et le ventre noir.

L'examen des collections naturalisées et les observations faites au cours de différentes missions sur le terrain nous permettent de distinguer au moins trois ou quatre formes en plus des quatre reconnues par Hill (1953) et de leurs variations. Il est cependant difficile de savoir actuellement s'il ne s'agit pas pour certaines d'entre elles (qui n'ont pas encore reçu de nom) de simples variations individuelles.

L'intérêt de la distinction de ces formes est en fait assez limité dans l'état actuel de nos connaissances et l'on ne sait pas exactement comment interpréter leur existence.

Nous n'avons en effet que très peu d'informations précises sur l'origine des exemplaires correspondant à chacune d'elles et nous n'avons, en outre, aucune information sur la livrée des *Varecia* qui fréquentent de vastes zones encore peu

Source : MNHN, Paris

connues de la forêt de l'Est. Le prélèvement d'échantillons n'est pas actuellement à recommander comme seul but d'étude et l'observation dans la nature d'animaux souvent craintifs et situés très haut au milieu des feuillages ne donne que peu d'information sur la couleur de leur dos. Les *Varecia* existent dans la majeure partie de la forêt de l'Est. Nous préciserons la répartition de chaque forme après sa description.

Fig. 108, *Varecia variegata* au repos.

Varecia variegata (Kerr) (fig. 108)

Lemur variegatus Kerr, 1792, Animal Kingdom, p. 86. Description originale basée sur la planche 27 de Buffon, 1765, Histoire naturelle, XIII.

Noms malgaches : forme blanc et noir, varikandra; forme roux et noir, varignena (déformation probable de varikamena).

Noms étrangers : Lémur vari; Ruffed Lemur; Vari.

Source : MNHN, Paris

On peut distinguer les taxa suivants :

Varecia variegata variegata (Kerr)

SYNONYMES : *varius*, var. *(a)* I. Geoffroy, 1851; *varia*, var. (1) Gray, 1870.

Varecia variegata rubra (E. Geoffroy)

Lemur ruber E. Geoffroy, 1812,

SYNONYME : *erythromela* Lesson, 1840.

Vareciata variegata editorum (Hill)

L[emur] variegatus editorum Hill, 1953, Primates comparative Anatomy and Taxonomy I - Strepsirhini, p. 401.

SYNONYMES : *varius*, *(b)* I. Geoffroy, 1851; *varia*, var. (3) Gray, 1870.

Varecia variegata subcincta (A. Smith)

Prosimia subcincta A. Smith, 1833.

SYNONYMES : *varius*, var. *(c)* I. Geoffroy, 1851; *varia*, var. (2) Gray, 1870.

Varecia variegata (variété 5)

Varecia varia, var. (4) Gray, 1870.

Varieca variegata (variété 6)

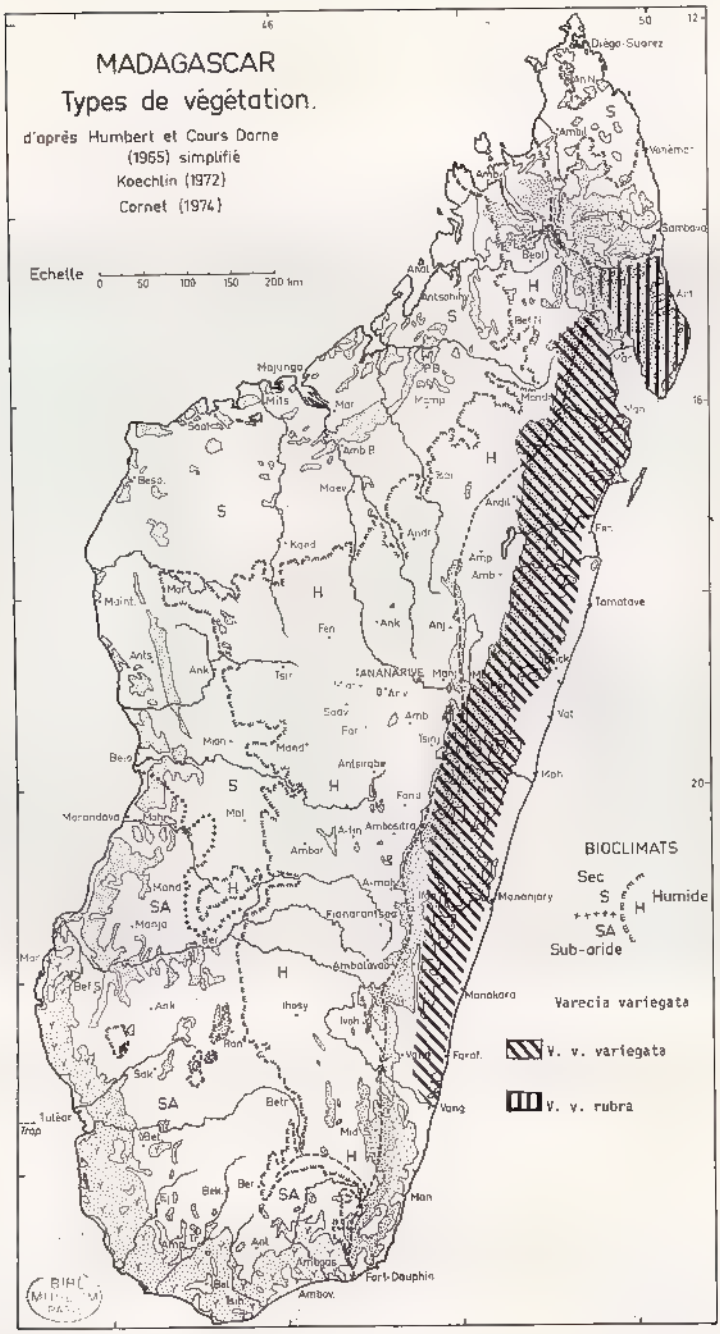
Varecia varia, var. (5) Gray, 1870.

2) DESCRIPTION ET RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE (carte 8). — Les *Varecia* sont des animaux de grande taille. Tête et corps : 60 cm; queue : 60 cm. Dans l'état actuel de nos connaissances on peut distinguer du Nord au Sud de l'aire de répartition de l'espèce :

1 : Une forme noire et blanche, à dos noir, sauf, le plus souvent, à la base de la queue, mais avec une ceinture transversale blanche au milieu. Certains spécimens de collection ont les deux tiers proximaux gris = *Varecia variegata subcincta.*

Cette sous-espèce existe à l'Ouest de Maroantsetra où nous l'avons observée en 1969 vers 400 m d'altitude sur les hauteurs situées à l'Ouest de la rivière Antanambalana. Elle vit aussi à Nosy Mangabe, petit îlot réserve situé en baie d'Antongil, où elle a probablement été introduite il y a une trentaine d'années.

Source : MNHN, Paris



Carte 8, répartition de *Varecia variegata*.

Source : MNHN, Paris

2 : Une forme dont les membres et la presque totalité du dos sont roux, sauf une tache blanche en arrière de la tête et une tache claire à la racine de la queue = *Varecia variegata rubra.*

Cette sous-espèce rousse est, chez les exemplaires naturalisés, assez peu variable quant à la disposition des teintes, mais l'intensité du roux varie du roux beige clair au marron foncé, parfois chez le même animal.

Elle est localisée sur la presqu'île Masoala, à l'Est de Maroantsetra, et semble séparée d'une façon très nette de *V. v. subcincta* par la rivière Antanambalana. Nous avons obtenu en 1957 un hybride entre une femelle de *V. v. rubra* et un mâle de *V. v. subcincta.*

3 : Une forme noire et blanche, avec la coloration noire du dos limitée à la partie supérieure et traversée longitudinalement par une bande blanche. Chez certains exemplaires, cette bande remonte jusqu'à la calotte noire de la tête, qui se trouve ainsi coupée des taches latérales du dos. = *Varecia variegata variegata.*

C'est la sous-espèce la plus commune dans les anciennes collections. Malheureusement, les spécimens ne portent généralement pas d'indication de provenance. Par exemple, les 17 peaux de la collection du Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris, provenant des récoltes de Humblot, n'ont aucune indication de localité. Cependant, elles proviennent vraisemblablement de la région de Mananara où ce naturaliste a beaucoup récolté aux environs de 1880. Deux exemplaires de la collection du Rijksmuseum van natuurlijke Historie, à Leiden, proviennent l'un de Mananara et l'autre de Mahambo.

4 : Une forme ressemblant à 3, mais caractérisée par l'absence de ligne longitudinale blanche dans la partie supérieure du dos. = *Varecia variegata editorum.*

La série originale de cette sous-espèce est constituée par trois peaux provenant d'Ambatondrazaka, au Sud du lac Alaotra. D'autres exemplaires (de la collection Lanz, au Muséum national, Paris) ont pour origine les villages de Manakana et Ampoazanambe (côte Est intérieure).

5 : Des formes intermédiaires entre 3 et 4, certaines ne présentant qu'une petite encoche blanche à la partie postérieure du manteau noir, d'autres une encoche plus importante formant un début de ligne blanche longitudinale. Des exemplaires de ces formes ont comme provenance : forêt Sianaka (Est de Tamatave).

6 : Une forme intermédiaire entre 1 et 3, dont la partie antérieure du dos est noire avec une forte encoche blanche (comme 5), mais dont la partie postérieure est brun ou brun-jaune et séparée de la partie antérieure par une ceinture blanche.

Des exemplaires de ce type provenant des récoltes de Humblot sont certainement originaires de la région de Mananara, à la limite des zones de répartition de 1 et 3.

7 : Une forme ressemblant à la forme 6, mais dont l'encoche et la zone située derrière la ceinture sont brun foncé (proche du *Prouts Brown* de Ridgway), cette dernière zone étant elle-même suivie de deux taches latérales noires (correspond peut-être à *Varecia variegata*, var. (5) Gray, 1870).

Source : MNHN, Paris

Un spécimen présentant cette coloration existe au British Museum (Natural History) dans la collection E. Gerrard et possède comme indication de localité : Sud de Madagascar.

8 : Une forme à dos presque complètement blanc (correspond à *Varecia variegata*, var. (4) Gray, 1870).

Une petite population de ce type vit encore actuellement dans des restes de forêt côtière au Sud de Farafangana.

Il ne semble pas exister de *Varecia* au Sud de la rivière Mananara.

Il est probable qu'une analyse complète des populations de *Varecia* permettrait de distinguer, en plus des formes citées, d'autres variations dans la répartition des taches, notamment dans le Sud de l'aire de dispersion, d'où l'on ne possède que très peu de collections. Certaines variations individuelles existent, mais elles ne sont jamais très importantes dans une même zone et il n'y a pas de dichromatisme sexuel. Il est vraisemblable que les différences chromatiques observées entre les formes sont le résultat d'une variabilité propre à l'espèce, mais il est probablement nécessaire d'invoquer le rôle de certains fleuves pour expliquer la fixation des variations par l'isolement des formes. C'est probablement aussi le cas pour l'un des deux fleuves qui se jettent près de Mananara, le Maningoro et la Mananjary.

Certaines différences dans les facteurs du milieu doivent probablement jouer un rôle en favorisant, au cours de l'évolution, certains types de coloration. Les *Varecia* ont tous un pelage très épais. Ils se tiennent généralement près de la cime des arbres, règlent avec soin, au cours de la journée, leurs séances d'insolation et, dans les saisons à forte nébulosité, profitent au maximum des moindres moments de soleil.

Il est donc probable qu'une évolution de la couleur du pelage soit un avantage en permettant à l'organisme de mieux s'adapter aux variations du rayonnement solaire pour diminuer ses dépenses énergétiques.

Il existe, en effet, une variation dans les moyennes de température annuelle qui se traduit sur leur aire de dispersion, du Sud au Nord, par un gradient positif de 2 ou 3 degrés, et d'Est en Ouest, par un gradient négatif d'une valeur voisine. Il est possible que ces faibles différences favorisent le maintien de certaines variations chromatiques mais ne soient pas suffisantes pour les rendre très tranchées, le jeu opposé des deux gradients pouvant même, dans certains cas, favoriser des types très proches dans des régions assez éloignées (cas des formes 6 et 7).

Il serait évidemment beaucoup plus intéressant de mieux connaître les variations de nébulosité des différentes régions, car elles ont probablement un rôle majeur, mais nous ne disposons pas, dans ce domaine, de mesures assez nombreuses. On peut considérer, d'une façon générale, que les formes dont le dos est fortement marqué de noir correspondent à des animaux vivant en altitude ou en zone à forte nébulosité (cas des formes 1 ou 4 par exemple). La forme la plus claire (forme 8) vit en zone côtière.

3) Cytogénétique (fig. 109). — Le nombre des chromosomes de *Varecia* est de 46, soit 44 autosomes et 2 gonosomes. Parmi les autosomes nous trouvons 4 paires de chromosomes médians, 5 paires de chromosomes submédians et 13 paires de chromosomes acrocentriques de taille régulièrement décroissante. Le chromosome X est un submédian de taille moyenne et Y un chromosome acrocentrique probablement punctiforme.

Source : MNHN, Paris

Fig. 109, chromosomes de *Varecia variegata*.

II. — Conditions d'observation et élevage en captivité

Du fait de leur habitat, au relief généralement accidenté et au climat très humide et de leurs habitudes de se tenir et de se déplacer surtout au niveau de la canopée, les *Varecia* sont généralement des animaux difficiles à observer. On peut cependant facilement localiser les groupes grâce aux cris puissants qu'ils émettent périodiquement. L'observateur est généralement surpris, dans certains cas effrayé, s'il n'est pas prévenu, par la puissance des rugissements qui éclatent brusquement au-dessus de lui dans le silence de la forêt. Ce sont des animaux très sensibles qui détectent généralement très vite une présence et se cachent dans la végétation.

En captivité, les *Varecia* s'élèvent facilement et se reproduisent sans problème. Ils s'apprivoisent assez bien mais peuvent mordre dans les périodes de grande excitation qui accompagnent l'émission de leurs rugissements (Peyrieras comm. pers.).

Source : MNHN, Paris

III. — Caractères anatomiques

1) Généralités. — Au point de vue anatomique, les *Varecia* semblent se rapprocher davantage des *Lemur* subfossiles *L. jullyi* et *L. insignis* que des animaux actuels (Mahé 1972). Leur crâne diffère en effet de ces derniers par un allongement de la partie faciale, une réduction des orbites, un faible développement du neurocrâne qui présente une forte constriction post-orbitaire.

2) Pelage, peau, glandes cutanées. — Le pelage des *Varecia* est dense et épais. Leur fourrure est certainement la plus belle du groupe des Lémuriens. Un début d'exploitation en avait même été tenté, mais il fut heureusement stoppé rapidement (Poisson 1929).

L'extrémité des doigts et des orteils est garnie de coussinets. Sur la paume et la sole plantaire, l'aplatissement et l'allongement des coussinets distinguent le genre *Varecia* des autres *Lemuridae* (Rumpler et Rakotosamimanana 1971) et ce sont des îlots au lieu de verrues que l'on trouve sur la partie proximale de la sole plantaire. On distingue chez ce genre un degré d'évolution beaucoup plus important dans la fusion des îlots en coussinets.

Les mâles possèdent une glande cutanée située à la face antérieure du cou, que nous avons découverte récemment à la suite d'observations sur le comportement de « marquage ». C'est une zone ovalaire de 5 cm de long sur 2,5 cm de large. A ce niveau les poils sont plus courts et agglutinés. Son étude histologique (Rumpler et Andriamiandra 1971) montre la présence de glandes sébacées et de glandes sudoripares (fig. 110). Les glandes sébacées, situées dans la couche moyenne du derme comprennent plusieurs lobules s'ouvrant dans un canal excréteur commun. Les glandes sudoripares, situées plus profondément, sont de type holo-mérocrine. Elles sont peu développées et leur canal excréteur s'ouvre à l'extérieur indépendamment de celui des glandes sébacées.

3) Crane et dents. — Le crâne des *Varecia*, de forme générale comparable à celui des *Lemur*, est cependant plus grand et plus allongé; les sinus frontaux sont peu étendus et les sinus présphénoïdaux et palatins manquent. Ce dernier caractère rapproche *Varecia* de *L. catta* (Mahé 1972).

La formule dentaire est typiquement celle des *Lemur* mais comme pour *L. catta* (Mahé 1972), on observe un très faible développement de l'entocône et de l'hypocône sur M2. M1, la plus grosse des molaires supérieures, porte un fort cingulum lingual. Il en est de même pour M2. La dernière molaire montre l'état de réduction le plus avancé de cette dent parmi les *Lemuridae* (Mahé 1972).

L'ordre d'éruption des prémolaires définitives est P2-P4-P3, comme pour les *Lemur fulvus* (Schwartz 1975).

L'étude très détaillée de l'occlusion dentaire et de l'appareil masticatoire, ainsi que l'établissement de modèles pour comprendre les phénomènes dynamiques (Seligsohn 1972) permettent des déductions fonctionnelles qui précisent les différences entre les genres *Lemur* et *Varecia*.

Source : MNHN, Paris

Fig. 110, Microphotographie de la glande de marquage du cou de *Varecia variegata* mâle, Les glandes sudoripares bien développées sont situées en profondeur. Les glandes sébacées, annexées aux poils, ont un développement plus important que chez les Propithèques.

Chez les *Lemur*, en effet, la série des molaires, au relief peu accusé, forme un bord coupant entretenu par l'usure, tandis qu'il n'en est pas de même chez *Varecia*, dont les molaires ont un relief nettement plus important.

Les mouvements de la mandibule inférieure sont verticaux chez *Varecia* tandis qu'ils sont plus transversaux chez *Lemur*.

Ces caractères, ainsi que quelques autres plus discrets comme ceux liés à la forme même des molaires, semblent indiquer, selon Seligsohn, que les dents de *Varecia* sont adaptées pour casser et écraser, tandis que celles des *Lemur* le sont plus particulièrement pour couper.

La mandibule inférieure de *Varecia* montre d'ailleurs, comme le fait remarquer Seligsohn, un épaississement au niveau de P4 M2 qui n'existe pas chez *Lemur* et est probablement une réaction au travail d'écrasement des molaires. L'orientation même de l'arcade zygomatique, qui est plus verticale chez *Varecia*, est le signe d'une orientation plus verticale du masséter. La réduction de M3 serait en outre, elle aussi, en relation avec ce mode d'utilisation.

Comme nous le verrons plus loin, on ne connaît que très imparfaitement le régime des *Varecia* dans la nature.

4) Appareil reproducteur. — Chez les *Varecia*, comme chez les *Lemur*, l'ouverture de l'urètre est verticale et l'extrémité du baculum est simple (Petter-Rousseaux 1962). Le gland ne porte aucune épine et a une peau très plissée (Hill 1953). Le clitoris est beaucoup plus court et épais que celui des *Lemur*. Il est encadré par deux larges bourrelets à épithélium glandulaire.

Source : MNHN, Paris

IV. — Caractères écoéthologiques

1) Posture, locomotion, manipulation. — La plupart des postures des *Varecia* sont assez semblables à celles dse *Lemur fulvus*, mais elles sont souvent plus variées. Au repos, ils prennent plus fréquemment une position couchée sur une branche inclinée :

Ils peuvent s'asseoir avec les jambes allongées sur une branche, les pieds au niveau le plus haut. A partir de cette posture, ils prennent une position couchée en allongeant le corps sur les jambes, leur tête venant ainsi se poser entre les pieds. On peut considérer que cette posture est même la position de repos la plus fréquente chez cette espèce. L'animal ne cherche souvent même pas d'appui pour le bas du dos, la branche choisie, en général de moyenne grosseur, étant suffisamment agrippée par les deux pieds pour que l'équilibre soit assuré.

Les *Varecia*, dans la forêt aussi bien qu'en captivité, s'étendent souvent sur le dos, sur une grosse branche, avec les bras écartés pour mieux s'exposer au soleil.

Comme les *Lemur*, les *Varecia* ont des membres antérieurs et postérieurs subégaux. Leur locomotion est voisine de celle des *Lemur;* leur démarche sur le sol ou leur course sur les grosses branches, paraissent plus lourde, mais ils peuvent sauter avec une aussi grande agilité. Ils sont capables, mieux que les *Lemur*, de grimper verticalement sur les gros troncs, en déplaçant alternativement les deux pattes antérieures et les deux pattes postérieures. Ils le font aussi quand ils courent sur le sol; ils adoptent généralement alors une allure de galop.

Leur dextérité manuelle est très semblable à celle des *Lemur*.

2) Rythmes d'activité. — Les *Varecia* ont des périodes d'activité assez comparables à celles des *Lemur fulvus*. Ils se mettent cependant assez souvent à crier au cours de la nuit. En fait, leurs périodes d'activité au cours de la journée sont surtout conditionnées par les variations de la nébulosité. Quand il y a alternativement des périodes de pluie et de soleil, ce qui est souvent le cas dans la forêt de l'Est, les animaux semblent profiter au maximum des périodes d'ensoleillement pour s'exposer au soleil dans la meilleure position possible. Nous avons pu observer ce rythme pendant le mois d'août sur la presqu'île Masoala en surveillant à la jumelle, depuis un col situé à 500 m et surplombant la forêt, plusieurs groupes de *Varecia*. Les animaux, de la variété rousse à cet endroit, se distinguaient très bien au milieu de la végétation verte. Dès 6 h 30, ils bougeaient dans la végétation. Quelques poursuites, accompagnées de deux ou trois syllabes de rugissement, ont été aperçues. De temps en temps, un gloussement prolongé était émis par un groupe, ce qui entraînait plusieurs réponses similaires des autres. Surtout depuis 10 h jusqu'à 14 h 30, les animaux s'installaient au soleil chaque fois qu'il apparaissait entre les périodes de brouillard. Ils se tenaient séparés, à 4 ou 5 mètres les uns des autres, couchés en général sur le dos, et modifiaient leur posture en fonction de l'intensité du soleil. A 14 h 30, après 20 minutes de soleil ininterrompu, les animaux ayant probablement trop chaud, disparurent les uns après les autres dans le feuillage. Ils furent ensuite chassés de la canopée à 14 h 40 par une pluie violente accompagnée de vent. Pendant les périodes de brouillard ou de petite pluie, ils se serraient deux à deux ou restaient isolés et s'installaient « en boule », la tête sur le ventre

Source : MNHN, Paris

et le corps entouré par la queue. On distinguait alors très bien la tache blanche sur le cou, la tête étant repliée. Après les périodes de pluies, ils se léchaient fréquemment mutuellement.

Un groupe observé à une autre occasion n'a pas bougé entre 7 h 30 et 10 h malgré des alternances de soleil et de brouillard. Les *Varecia* étaient exposés au soleil, grognaient de temps en temps en regardant l'observateur, se serraient en boule pendant la pluie sans chercher à se protéger dans le feuillage, se grattaient et se léchaient après la pluie. C'est seulement à 10 h que les animaux ont commencé à bouger en mangeant des fruits.

Il semble que ce soit entre 16 et 18 h que les *Varecia* aient le maximum d'activité (du moins quand il ne pleut pas). Nous en avons alors vu fréquemment se déplacer et même sauter comme par plaisir dans le feuillage mouillé.

3) Abri. — Comme les *Lemur*, les *Varecia* s'installent sur une branche pour dormir. Ils se tiennent généralement très haut dans les arbres et souvent les membres de la famille se serrent les uns contre les autres. Nous en avons vu revenir tous les soirs aux mêmes heures pour s'installer dans le même arbre dortoir.

Comme nous le verrons plus loin, les *Varecia* sont capables de construire un nid rudimentaire au moment de la naissance des jeunes.

4) Régime alimentaire. — Comme les *Lemur*, ce sont des animaux surtout frugivores. Leur régime est encore mal connu dans le détail et très difficile à déterminer à cause du niveau élevé qu'ils fréquentent dans la forêt. Nous en avons vu un consommer un fruit de Ramy (*Canarium madagascariense*) qu'il a gardé longtemps dans sa bouche avant de le laisser tomber. Le fruit gonflait sa joue. Il en râclait probablement la partie molle avec ses molaires. Nous en avons vu aussi consommer des fruits de Uapaka (*Uapaca bojeri*) de la grosseur d'une noix, dont il mâchonna longuement la pulpe avant de cracher le noyau.

5) Reproduction.

Généralités. — A Tananarive, l'époque des mises-bas se situe en octobre-novembre et il y a presque toujours au moins 2 jeunes, plus exceptionnellement 3 (1 cas observé sur 6 naissances obtenues à Tananarive depuis cinq ans).

Les jeunes sont relativement peu développés à la naissance et leur poids est aux environs de 100 g. Leur fourrure est très clairsemée et les zones normalement blanches chez l'adulte sont chez eux de couleur gris sale. Leurs yeux sont ouverts à la naissance mais ils ne peuvent encore marcher et ils se déplacent en rampant.

Contrairement aux *Lemur*, les jeunes *Varecia* ne peuvent pas s'agripper au pelage de leur mère et ils sont toujours déposés dans un nid. Leur développement est cependant beaucoup plus rapide que celui des *Lemur fulvus*.

Construction du nid au moment de la mise-bas. — Quand on surprend en octobre-novembre un groupe de *Varecia* dans la forêt il est parfois possible d'observer un jeune transporté par la femelle, mais, très vite, le jeune n'est plus visible. La femelle l'a déposé au milieu des lianes au sommet d'un grand arbre.

Source : MNHN, Paris

Selon les bûcherons, la mère dépose toujours ses jeunes dès la naissance, soit dans un creux formé par la bifurcation des grosses branches, soit sur une coupe formée par des plantes épiphytes, et elle les transporte ailleurs quand il y a danger.

En captivité comme en semi-captivité, les animaux aiment s'abriter pour dormir dans une niche qui est située près du sol ou à 3 m de hauteur sur un arbre. Normalement le mâle et la femelle y dorment ensemble mais ils n'y apportent jamais de matériaux. Ils le font cependant au moment de la naissance des jeunes. Nous avons même observé chez un couple conservé en cage ce comportement se développer 3 semaines avant la naissance des jeunes. Les deux parents apportaient des feuilles qu'ils saisissaient à travers le grillage pour en tapisser le sol de leur nichoir. Les deux parents travaillaient de façon à peu près équivalente. La mère peut même, comme nous l'avons observé une fois, s'arracher des poils sur le flanc et les cuisses pour en garnir son nid.

Des animaux installés au parc de Tsimbazaza à Tananarive, sur un îlot contenant un grand arbre ont donné naissance le 22 octobre à trois jeunes et ont montré un comportement nidificateur qu'il a été possible d'observer plus en détail.

Deux jours avant la mise-bas, aucune particularité dans le comportement des animaux ne laissait présager une naissance, sinon, peut-être, que la femelle s'alimentait moins qu'à l'accoutumée. Ce n'est que le lendemain de la naissance présumée, après avoir vu un amas de branchage dans la niche, que nous avons constaté que trois jeunes y étaient déposés. La mère était avec ses jeunes et en interdisait l'accès au mâle.

La construction du nid n'a pu être observée en totalité. L'observation a débuté la veille de la mise-bas, mais les animaux avaient peut-être commencé leur travail avant.

Pour couper une branche, la femelle, qui seule était au travail au moment de l'observation, la prenait avec ses mains et la coupait en la mordillant à environ un mètre de l'extrémité. Elle la saisissait alors en son milieu entre ses mâchoires, et la transportait ainsi jusque dans la niche, parfois sur une distance de 3 ou 4 mètres. Elle la poussait ensuite dans la niche avec ses pattes antérieures, installait la branche parallèlement aux autres puis ressortait.

Une trentaine de branches ont ainsi été apportées dans la niche. Elle formaient un tapis important où les jeunes pouvaient être déposés. C'était généralement l'extrémité de la branche qui était placée à l'intérieur de la niche. Aucun apport d'autres matériaux dans le nid ne fut observé à cette occasion.

6) Moyens d'intercommunication.

A - *Signaux auditifs* (fig. 111). — Les cris de *Varecia variegata* sont assez variés, mais moins, semble-t-il, que ceux des *Lemur;* il ne paraît pas y avoir à ce point de vue de différence entre les formes. Les cris les plus caractéristiques de cette espèce sont les signaux d'alarme et de liaison intergroupes.

(*a*) *Cris de contact et de recherche du contact.*

Appels mère-jeune. — A la naissance, les jeunes sont laissés par la mère sur une fourche au milieu d'une touffe d'épiphyte. En captivité, elle les installe dans un nichoir d'où ils ne sortent que lorsqu'elle les transporte dans la gueule ou quand ls ont la force de marcher.

Source : MNHN, Paris

Pour appeler leur mère, ils émettent une sorte de plainte très faible dont le ton semble monter, sorte de « on e oum ». La mère répond par une plainte similaire et vient généralement les retrouver. Nous n'avons pas remarqué de manifestations sonores lors du contact de deux adultes.

(*b*) *Cris de liaison sonore.* — Avec la même intensité que leurs rugissements d'alarme, les *Varecia* émettent périodiquement des plaintes accompagnées de gloussements. Ces cris sont souvent entendus dans la forêt et les animaux captifs les émettent aussi assez fréquemment; ainsi au zoo de Tananarive, les vocalisations de deux groupes situés à une centaine de mètres l'un de l'autre se succèdent périodiquement.

Typiquement, deux ou trois animaux crient en même temps et le son résultant est une plainte puissante sur laquelle se superpose une vingtaine de gloussements « ko ko ko ko ko ko ko ko kie kie kie kie kie kie kie kieeee ». Les « ko » du début sont d'intensité rapidement croissante et s'accélèrent. Les « kie » représentent le maximum d'intensité du cri puis l'intensité diminue et le cri se termine par un « kieeee » plus ou moins prolongé, souvent suivi lui-même par un « kiou kodot » beaucoup plus faible. Ces cris, dans leur forme typique, semblent correspondre à un signal territorial. Une émission par un groupe entraîne généralement une réponse d'un groupe ou de plusieurs groupes voisins.

A Fampanambo (N.-E.), nous avons entendu ces cris à toutes les heures mais plus souvent entre 17 et 19 h au moment où les animaux semblent le plus actifs.

(*c*) *Cris d'alarme.* — Comme nous le verrons, le cri d'alarme, lorsqu'il est à son paroxysme, est en même temps un signal de colère.

Alerte faible. — Lorsqu'on rencontre des *Varecia* en forêt et qu'ils sont suffisamment haut pour ne pas chercher à fuir, ou bien, s'ils sont en repos, ils restent immobiles sans faire de bruit et regardent attentivement l'intrus.

Si l'on s'arrête un moment pour les observer, ils émettent de temps en temps, en fixant l'observateur, un ou deux grognements, sortes de « on » isolés, parfois suivis d'un ronflement grave et prolongé de faible intensité « ororororooon ». Ce signal est relativement monotone et émis à des intervalles irréguliers. Généralement, un individu est imité par un autre et parfois par un troisième à des hauteurs de tons légèrement différentes. Nous avons également remarqué des réactions semblables chez des animaux captifs apeurés. C'est aussi ce cri qu'une femelle émettait en présence de l'observateur trop près de son jeune. Ce signal peut vraisemblablement mettre en alerte tout le groupe : quand on le repasse au magnétophone à proximité des animaux, ils deviennent attentifs, se raidissent, et regardent attentivement dans toutes les directions.

Alerte moyenne. — L'excitation augmentant, ce grognement peut dans certains cas être suivi de « ar-rou » (fig. 111) plus puissants, formant transition avec le cri d'alarme maximum.

Alerte forte. — En état d'excitation maximum, des cris d'alarme extrêmement puissants se déclenchent. On peut les comparer à une série de rugissements très intenses dont il est difficile de démêler la structure, les 2 ou 3 animaux du groupe

Source : MNHN, Paris

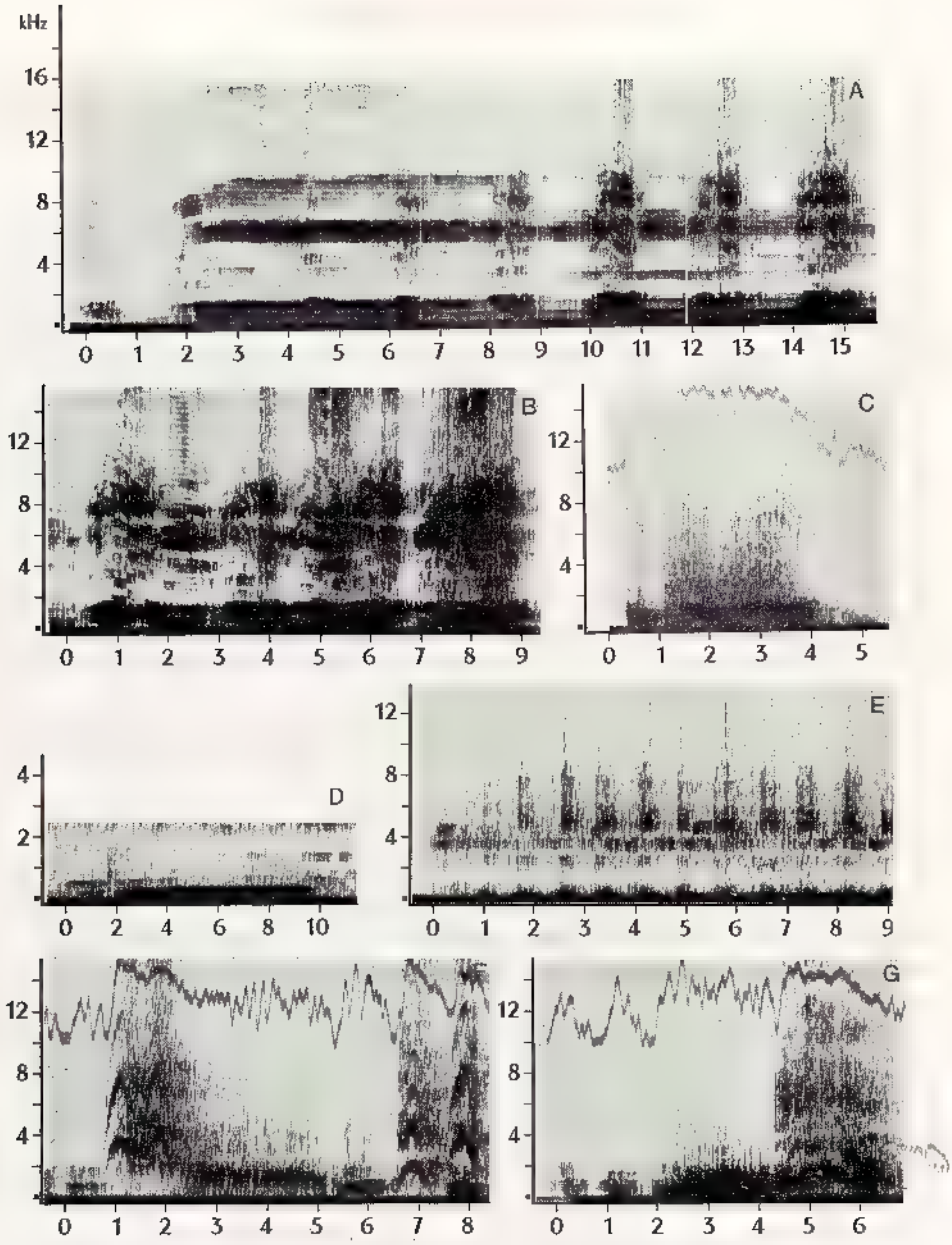


Fig. 111, *Varecia variegata*.

A et B : Plainte sonore, à signification territoriale, avec superposition de gloussements qui s'amplifient progressivement (16 000 *Wide* V. n.).

C : Cri d'alarme isolé et puissant correspondant à une alerte moyenne, suivant généralement un ronflement grave (émis souvent seul lors d'une alerte légère — voir E) (16 000 *Wide* V. n.).

D : Plainte d'appel du jeune (16 000 *Wide* V/2).

E : Ronflement grave émis lors d'une alerte légère (16 000 *Wide* V. n.).

F : Série de rugissements puissants et cris aigus mélangés, émis par plusieurs individus en même temps, correspondant à un signal d'alarme forte (16 000 *Wide* V. n.).

G : Même signal comprenant une série de 3 rugissements graves suivis par un cri strident (16 000 *Wide* V. n.).

Source : MNHN, Paris

criant généralement ensemble. Les cris passent du grave à l'aigu, s'enflent progressivement et l'émission peut durer plusieurs secondes avant de s'arrêter, soit brusquement, soit en une cascade de petits rugissements. Ils sont audibles à 1 km en forêt et leur analyse montre une structure uniforme de basse fréquence qui se renforce périodiquement avant de se terminer par un ou plusieurs cris aigus. Les animaux, lorsqu'ils sont par 2 ou 3, cherchent probablement à synchroniser leurs cris, surtout, semble-t-il, aux moments du paroxysme aigu.

Ces cris sont assez variables par leur intensité et leur durée. Dans le cours de leur émission ou à la fin, on distingue parfois une plainte ou des gloussements correspondant à un autre type de vocalisations, l'animal mélangeant semble-t-il un peu son répertoire sous une trop forte excitation (fig. 111). Le rugissement est émis dans les mêmes circonstances que l'aboiement des Propithèques ou le « crouiii » de la plupart des autres Lémurs. Son rôle essentiel semble être d'effrayer les prédateurs et plus particulièrement les rapaces. En effet, si les adultes, grâce à leur grande taille et leur force, ne craignent pratiquement aucun prédateur, les jeunes sont par contre exposés à de nombreux dangers notamment pendant les premières semaines. En captivité, ce cri est émis lorsqu'on imite un cri de rapace; les *Varecia* scrutent alors le ciel intensément.

Le vol d'un petit héron passant près de l'arbre où ils se tiennent déclenche aussi cette réaction.

Nous l'avons entendu dans la forêt à presque toutes les heures du jour et de la nuit, sauf pendant les très fortes chaleurs; dans la plupart des cas où nous avons pu observer les animaux nous avons constaté la présence d'un rapace dans le voisinage (généralement une buse). Dans un cas, le trouble était causé par l'abattage d'un arbre à une cinquantaine de mètres, dans un autre il correspondait au passage d'un avion. Il est intéressant de remarquer que, lorsqu'ils émettent des rugissements, les animaux montrent tous les signes d'une colère intense. Leur corps est tendu, le regard fixe, la bouche ouverte. Dans ces moments d'intense excitation, même l'animal le plus apprivoisé peut réagir par une morsure si on l'approche.

Il existe certaines situations où ce cri d'alarme n'est pas typique. Ainsi, à plusieurs reprises, à Nosy Mangabe et à Iaraka dans le N.E., deux groupes situés à faible distance l'un de l'autre, émettaient, à des intervalles de 5 à 10 secondes, des séries de 3 rugissements seulement. Ces cris étaient généralement suivis par des échanges de gloussements. On peut probablement les interpréter dans ce cas comme des signaux d'agressivité entre groupe lors d'une contestation territoriale.

(*d*) et (*e*) Nous n'avons pas d'observations sur les cris de refus de contact et les différents cris de détresse; nous en avons entendu dans la grande forêt, au milieu des cris du type précédent. Par exemple, après l'échange de quelques rugissements cités plus hauts, les animaux ont émis une série de ces gloussements entraînant une même réponse de la part d'un autre groupe.

De même dans un autre groupe, dérangé par notre approche, un seul individu émettait le gloussement typique mais le second accompagnait ce cri en poussant trois ou quatre « rugissements » (donc le type de cri précédent), comme pour renforcer le gloussement au moment de sa plus forte intensité.

Source : MNHN, Paris

Ces cris ont donc probablement une signification territoriale. A Fampanambo (Est de Maroantsetra, pendant notre étude sur le domaine vital des *Indri*), nous avons entendu ce cri à toutes les heures mais surtout entre 17 et 19 h, moment où les animaux semblent être les plus actifs.

Il faut encore citer, parmi les signaux sonores que nous avons individualisés chez cette espèce, la sorte de plainte, très faible, sorte de « onononon » dont le ton monte, émis par le jeune, quand il appelle sa mère et qui entraîne une réponse similaire de celle-ci.

B - *Signaux olfactifs et glandes cutanées.* — Les *V. variegata* mâles possèdent des glandes de « marquage » sous le cou qui ont été décrites par Rumpler et Andriamiandra (1971).

Les difficultés des études dans la nature nous ont interdit, jusqu'à maintenant, des observations suivies sur cette espèce pour préciser son comportement de marquage. Nous avons seulement pu voir à plusieurs reprises des mâles, excités à cause de notre présence, se frotter le cou et la poitrine d'avant en arrière sur une branche.

En captivité, les mâles flairent fréquemment les branches de leur cage et y frottent de temps en temps le dessus de la tête et la poitrine.

C - *Signaux visuels.* — La posture avec le corps tendu regardant avec intensité la cause du trouble, ainsi que les mouvements pendulaires de la queue sont des signaux visuels qui renforcent et précisent le signal vocal. La posture typique, tête tendue, bouche ouverte, yeux exorbités pendant les rugissements d'alarme est aussi un signal visuel qui s'ajoute aux cris, mais ceux-ci sont tellement puissants qu'un tel renforcement paraît peu utile.

7) Vie sociale.

Groupes. — Les groupes de *Varecia variegata* que nous avons pu observer dans la nature, ne comprenaient tous que deux ou trois animaux; contrairement aux *Lemur*, il semble probable que les *Varecia* ne se rassemblent que rarement er plus grandes troupes mais restent en petits groupes familiaux. La croissance des jeunes étant rapide, il semble qu'ils puissent quitter leurs parents à l'âge d'un an.

Comme nous l'avons vu plus haut, il naît généralement deux jeunes tous les ans, mais ils sont certainement plus vulnérables que les jeunes *Lemur* et ce nombre doit compenser les pertes subies à cause de la prédation. On peut donc estimer que les groupes rencontrés dans la nature sont :

— soit formés de deux adultes (dans la période qui précède juste les naissances, les jeunes d'un an peuvent avoir déjà quitté les parents; si c'est après cette période, les parents peuvent ne pas s'être reproduits ou avoir perdu leurs jeunes);

— soit formés de 5, 4 ou 3 individus.

Domaine vital. — Aucune étude suivie n'a encore été réalisée pour déterminer l'étendue du domaine vital fréquenté par les groupes de *Varecia*. Lors d'une mission destinée à déterminer la densité de peuplement des *Indri* réalisée dans la forêt à l'Est de Maroantsetra, il nous a semblé, d'après la localisation des cris de *Varecia*

Source : MNHN, Paris

entendus, qu'il y avait une quantité de groupes de *Varecia* légèrement supérieure à celle des groupes d'*Indri*. Ces animaux, contrairement aux *Indri* y étaient pourtant un peu chassés. L'étendue du domaine vital doit donc être nettement inférieure à celle que nous avons évaluée pour les *Indri*.

Plusieurs observations réalisées à Nosy Mangabe (où la population, strictement protégée, semble beaucoup plus dense qu'ailleurs), dans la presqu'île de Masoala, dans la forêt à l'Est de Maroantsetra ou dans la région de Périnet, nous font supposer l'existence aussi d'un « territoire » bien défendu. Nous avons notamment observé des poursuites entre 2 groupes et des manifestations vocales (voir plus haut) que nous avons estimées être des échanges agressifs directs entre deux groupes. En outre, les cris émis périodiquement et ressemblant à des sortes de gloussements très puissants sont, semble-t-il, des signaux sonores de marquage « territorial ».

Comme nous l'avons vu plus haut, et contrairement aux *Indri*, les *Varecia* ont une large glande sur le cou dont l'utilisation pour le « marquage » olfactif du territoire est très probable.

L'existence d'un mode de marquage olfactif du « territoire » plus élaboré montre probablement que ces animaux peuvent avoir un territoire nettement plus restreint que celui des *Indri*. Ils se situeraient dans une position intermédiaire où marquage olfactif et marquage auditif peuvent être tous deux efficaces mais doivent se compléter.

Relations interindividuelles.

Relations mère-jeune et développement du jeune. — Dès la mise-bas, la mère chasse le mâle, et durant les premiers jours, c'est elle seule qui s'occupe des jeunes. Elle ne tolère pas que le mâle pénètre dans la niche et grogne systématiquement pour le renvoyer s'il s'en approche.

Pendant les premières 48 heures, la mère reste pratiquement tout le temps avec ses petits dans la niche; elle les recouvre souvent de son corps et ne prend pas le temps d'aller manger. Le mâle reste généralement au repos à 2 ou 3 m de la niche; il continue de s'alimenter à peu près normalement mais les prises de nourriture sont très espacées dans la journée.

Deux jours après la mise-bas, la femelle sortit pour la première fois de la niche à 16 h 25 et s'éloigna à plusieurs mètres des jeunes pendant 12 minutes; elle commença à manger quelques feuilles. Le mâle vint vers elle mais n'essaya même pas d'aller voir les jeunes dans la niche. Ce même jour elle ressortit encore une autre fois à 16 h 55 pendant 6 minutes.

Le lendemain, c'est-à-dire trois jours après la naissance, la femelle sortit plus régulièrement, et laissa à chaque fois les jeunes seuls pendant 3 à 15 minutes. Le quatrième jour, elle est ainsi sortie 12 fois entre 7 h 45 et 17 h 30. A chaque retour, la femelle s'occupait beaucoup de ses petits; elle les léchait longuement, les abritait souvent sous son pelage et, si l'un d'entre eux s'approchait du bord de la niche, elle le ramenait vers elle en le tirant avec la main.

Elle n'essayait pas encore de les sortir du nichoir; ils remuaient pourtant de plus en plus mais ne marchaient pas encore correctement.

Source : MNHN, Paris

Fig. 112. *Varecia variegata rubra.* — Femelle avec son jeune. Au moment de la mise-bas elle avait arraché les poils de sa cuisse pour en tapisser le nid.

La mère commença ensuite à s'alimenter plus régulièrement. Elle allait prendre des fruits dans une gamelle déposée au pied de l'arbre et boire au bord de l'îlot. Le mâle ne tentait de s'approcher des jeunes qu'au moment où la femelle était avec eux; si elle s'éloignait de la niche, il n'en profitait jamais pour aller les voir, même s'il se trouvait à 2 ou 3 m d'eux alors que la femelle était sur le sol.

Quatre jours après la naissance, le matin à 8 h 30, la femelle fut observée en train de sortir pour la première fois un jeune. Elle le tenait dans sa bouche, au niveau du ventre; il était ainsi porté le ventre en l'air et se tenait roulé plus ou moins en boule pendant le transport. Elle le promena de branche en branche et finalement le déposa presque au sommet de l'arbre, dans une touffe dense de végétation. Elle alla ensuite prendre un second jeune, le transporta de la même manière, mais après un tour jusqu'au sommet de l'arbre, revint le déposer dans la niche; elle ramena ensuite le premier qui était resté totalement immobile, agrippé à une branche depuis qu'elle l'avait déposé.

Source : MNHN, Paris

Fig. 113, *Varecia variegata rubra.* — Femelle transportant son jeune en le tenant dans sa gueule.

Le huitième jour, à 16 h la mère fut observée à nouveau en train de sortir un de ses petits. Elle le déposa sur une grosse branche horizontale; le jeune marcha lentement et maladroitement sur environ 20 cm. La mère le reprit trois minutes plus tard et le ramena au gîte.

Il fallut attendre trois semaines après la mise-bas, pour observer un net changement dans les comportements de la femelle, du mâle et des jeunes.

A partir de la troisième semaine, les deux parents se réunissaient de nouveau assez souvent. Les toilettes réciproques redevenaient relativement fréquentes. Les animaux reprenaient leurs activités habituelles et s'alimentaient normalement. La mère restait cependant encore assez souvent avec ses petits dans la niche mais elle tolèrait maintenant que le mâle s'approche des jeunes. Au cours de la journée du 14 novembre, il put même pour la première fois entrer dans la niche avec eux; il ne jouait cependant pas avec les jeunes et se contentait de les regarder jouer. Quand il venait, les petits ne se précipitaient pas sur lui comme ils le faisaient avec la mère; au début ils semblaient même ignorer sa présence.

Les jeunes devinrent peu à peu très joueurs; ils étaient curieux et pouvaient même commencer à sortir seuls de la niche en s'agrippant fortement aux branches qui en pendaient et rejoindre ainsi les parents à une distance d'un mètre ou deux pour jouer avec eux.

Source : MNHN, Paris

Fig. 114, *Varecia variegata rubra*. — Femelle s'aidant de sa main pour saisir son jeune dans sa gueule.

La mère les sortait quelquefois mais venait toujours les redéposer dans la niche. Pour les saisir avec sa bouche au niveau du ventre, elle les maintenait souvent dans une bonne position, à l'aide de ses pattes antérieures.

A partir du 23e jour, les jeunes furent régulièrement amenés par la mère presque au sommet de l'arbre, dans une touffe dense de végétation.

Elle les transportait un par un, toujours de la même manière. Pour leur permettre de têter elle s'asseyait sur un gros tronc d'arbre, le corps restant vertical, et les jeunes allaient immédiatement sur son ventre et têtaient en moyenne de 10 à 15 minutes. La mère profitait de cette période pour lécher abondamment ses jeunes.

Après la têtée, elle jouait souvent avec eux; ils étaient très vifs et faisaient même des petits sauts, s'éloignant jusqu'à un mètre d'elle. Pendant que la mère les laissait seuls, notamment pour aller s'alimenter et même pour se reposer à plusieurs mètres d'eux, ils restaient regroupés et remuaient très peu. Par contre, si la mère était à proximité, ils étaient beaucoup plus actifs et se déplaçaient autour d'elle, jouant entre eux ou avec elle.

Ce comportement des jeunes est certainement bien adapté pour leur protection contre les Rapaces : au repos, ils restaient en effet groupés immobiles sous la voûte de végétation et étaient ainsi à peine visibles; les poils étant en outre encore gris sale et non blanc comme chez l'adulte ils sont moins facilement repérés.

Source : MNHN, Paris

Même à cette période, lorsque le mâle venait voir les jeunes, ils ne cherchaient toujours pas à jouer avec lui. Lorsque les parents criaient, les jeunes restaient groupés et immobiles; ils n'essayaient pas encore d'imiter les cris.

Les jeunes restèrent bientôt presque en permanence au sommet de l'arbre et il fallait une très forte pluie pour que la mère les ramène dans la niche.

A 25 jours, les jeunes pouvaient se déplacer seuls sur 2 ou 3 m, mais uniquement sur les grosses branches horizontales et assez lentement. Ils commençaient même à sauter de branche en branche et à faire des bonds d'environ 50 cm.

Ils restaient toujours à peu près groupés au même endroit. Ils devenaient de plus en plus vifs et prenaient des attitudes d'attaque pour jouer entre eux ou avec leur mère. Un des petits se pendait même, tête en bas, en se tenant au support avec les pattes postérieures; il restait ainsi près de deux minutes à se balancer dans le vide. Ce type de posture est fréquent chez les adultes, il sera par la suite souvent adopté par les jeunes.

A l'âge d'un mois, les jeunes étaient capables de se déplacer seuls et la mère ne pouvait plus les saisir dans sa bouche pour les transporter. Ils restaient cependant encore groupés et ne cherchaient à se déplacer que dans un rayon de 2 m autour de leur point de repos toujours situé au même endroit, près du sommet de l'arbre.

C'est à cette époque qu'un des jeunes, en train de jouer en haut de l'arbre, fit une chute dans l'eau en voulant faire un bond un peu trop long. Il put s'accrocher à une branche qui touchait l'eau et remonter seul au sommet de l'arbre. La mère qui n'avait rien fait pour tenter de le récupérer ou l'aider à remonter, le lécha un peu plus longuement au moment de la têtée.

A un mois et 8 jours, les jeunes commencèrent à descendre de l'arbre. Au début ils suivaient la mère, puis ils le firent seuls. Ils devinrent plus indépendants et commencèrent à manger quelques fruits au moment de la distribution de nourriture et prirent l'habitude de descendre de l'arbre à cette occasion.

Ils restaient encore généralement groupés et jouaient souvent entre eux mais c'étaient eux qui choisissaient maintenant le point de repos dans l'arbre. Les contacts avec la mère se réduisaient très sensiblement et les jeux avec le mâle étaient toujours très occasionnels. La couleur de leur fourrure était maintenant la même que celle des adultes, le noir et le blanc étant bien tranchés.

A l'âge de deux mois, les jeunes restaient très joueurs mais ils étaient toujours assez groupés. Ils descendaient rapidement à chaque distribution de nourriture, mais ils têtaient encore.

A l'âge de trois mois, ils ne dépendaient plus de leur mère; ils n'étaient plus toujours aussi groupés et bien souvent choisissaient des points de repos différents dans l'arbre.

Pendant de fortes pluies, nous avons cependant encore remarqué que les jeunes allaient avec leur mère dans la niche, mais les contacts avec les parents étaient de plus en plus réduits. Il est donc très plausible que dans le milieu naturel les jeunes puissent quitter leurs parents à environ un an. A cet âge, ils ont à peu près la taille des adultes.

Source : MNHN, Paris

FAMILLE DES LEPILEMURIDAE NOV.

Genre type : *Lepilemur* I. Geoffroy 1851

L'unique genre *Lepilemur*, que nous avons voulu isoler dans une famille spéciale le séparant ainsi des trois genres de la famille des *Lemuridae* avec lesquels il était classé, possède des caractères très originaux et se différencie nettement de ces derniers (fig. 115).

La taille des *Lepilemur* (tête et corps) ne dépasse pas 25 à 35 cm et leur queue est à peu près aussi longue que le corps. Leurs incisives supérieures manquent. Ils se déplacent par sauts de tronc en tronc mais en gardant le corps vertical, ce qui les différencie complètement des Lémurs. Ils se nourrissent surtout de feuilles et vivent isolément mais en formant des petits noyaux de population. Ce sont des animaux nocturnes, largement répandus à Madagascar et, généralement, leur présence se remarque facilement grâce aux cris très variés qu'ils émettent dès la tombée de la nuit.

8. — **LEPILEMUR** I. Geoffroy

Lepilemur I. Geoffroy, 1851, *l'Institut*, 19, n° 929, p. 341.

1. — Systématique et répartition géographique du genre Lepilemur

1) Généralités. — Le genre *Lepilemur* est bien défini par ses caractères anatomiques et, avec Simpson (1945) et Hill (1953), nous pensons que les genres *Galeocebus* Wagner 1855, *Mixocebus* Peters 1874 et *Lepidolemur* Peters 1874 sont à mettre en synonymie.

Le nom *Lepilemur* est maintenant passé dans l'usage courant malgré la remarque de Petit (1933) qui a insisté sur le fait qu'il s'agissait là d'une faute typographique, le mot *Lepilemur* ne voulant rien dire. Il faudrait écrire *Lepidolemur*. Le mot *Lepilemur* apparaît en effet dans le texte de I. Geoffroy, de 1851, mais a été corrigé dans son Catalogue méthodique de la collection des Mammifères (1re partie) et serait à utiliser, selon l'article 32 (ii) du Code international de Nomenclature zoologique (1961 : 43).

Le genre *Lepilemur*, par suite de sa large répartition (on en rencontre dans presque toutes les forêts de l'île) et de sa variabilité, est l'un des genres malgaches dont la systématique présente le plus de difficultés.

De nombreux auteurs (I. Geoffroy 1851; A. Grandidier 1867; Gray 1870; Peters 1874; Forsyth Major 1894; Lorenz von Liburnau 1899; A. Milne-Edwards et A. Grandidier 1897) ont décrit progressivement les divers types recueillis, mais la grande ressemblance de certaines de ces formes entraîna déjà, dès ces premiers travaux, un certain nombre de révisions et de confusions. L'imprécision des lieux d'origine des spécimens recueillis ne facilitait pas les recherches.

Trois nouveaux essais de classification (Schwarz 1931; Petit 1933 et Hill 1953) n'ont pu rendre compte de toute la complexité du problème.

Source : MNHN, Paris

Dans son travail, HILL a repris la classification proposée par SCHWARZ. Le genre ne comprenait plus que deux espèces dont la seconde groupait deux sous-espèces, les autres formes ayant été mises en synonymie. Dans une révision plus récente du genre (PETTER et PETTER-ROUSSEAUX 1960) un nouvel effort de classification avait été entrepris en utilisant les informations données par le matériel (peaux et crânes) d'un certain nombre de collections et surtout des observations de terrain.

Fig. 115. *Lepilemur ruficaudatus.*

Source : MNHN, Paris

Cette nouvelle étude aboutit, devant l'absence de différences crâniennes nettement tranchées, à ne considérer qu'une seule espèce dans le genre, dont les variations, bien que beaucoup moins apparentes, pouvaient être mises en parallèle, par exemple, avec celles des *Lemur*. La couleur de tous les spécimens étant brune, seules des différences de nuance et de taille permettaient de distinguer les animaux. Cinq formes considérées comme des sous-espèces géographiques furent individualisées et groupées dans l'espèce *Lepilemur mustelinus*, la plus anciennement nommée.

Plus récemment encore une nouvelle classification a pu être proposée à la suite d'études cytogénétiques systématiques (Rumpler et Albignac 1972). L'existence de différences chromosomiques tranchées entre de nombreux animaux a amené à reconsidérer dans les *Lepilemur* de nouvelles unités spécifiques. C'est cette classification que nous suivrons ici en distinguant sept « formes » différentes.

2) Cytogénétique et répartition géographique des espèces. — Contrairement aux *Lemuridae* dont les « formes » ont des colorations différentes qui permettent une reconnaissance facile, les *Lepilemur* sont difficiles à distinguer les uns des autres et nous avons pensé qu'il était préférable de prendre comme principal critère la cytogénétique, de considérer comme des espèces distinctes les « formes » dont les caryotypes étaient différents et comme sous-espèces les « formes » dont le caryotype était le même, bien qu'ils soient reconnaissables par des critères morphologiques (parfois peu évidents) et géographiques. Ce choix nous fait donc inverser l'ordre de notre exposé, et traiter dans un même chapitre la systématique et la répartition géographique. Nous décrirons les différentes « formes » après les avoir définies par la cytogénétique.

Dans le genre *Lepilemur*, il est possible ainsi d'isoler sept espèces différentes, l'une d'entre elles comprenant plusieurs sous-espèces. Ces sept espèces sont caractérisées par leur nombre chromosomique.

Espèce A : 2N = 20 (NF = 38) vivant dans l'Ouest de Madagascar au Sud de la Manambolo, et occupant une zone située entre la région de Morondava au Nord (limite Nord probable : la Tsiribihina) et celle de Sakaraha au moins, vers le Sud.

Espèce B : 2N = 22 (NF = 40) qui occupe une zone dans l'Ouest de Madagascar allant de l'Ankarafantsika jusqu'à Antsalova (limite Sud probable : la Tsiribihina).

Espèce C : 2N = 26 (NF = 44) occupant dans le Nord-Ouest de Madagascar une zone située dans la région d'Ambanja et Nosy Be.

Espèce D : comprenant elle-même quatre sous-espèces et des hybrides, qui occupe la zone Nord de Madagascar : l'Ankarana de Diégo, la chaîne de l'Andrafiamena, la forêt de Sahafary, ainsi que la Montagne d'Ambre.

Sous-espèce D (a) : 2N = 38 (NF = 40) provenant de la chaîne de l'Andrafiamena. Ce caryotype 2N = 38 comprend 36 autosomes et 2 gonosomes. Parmi les autosomes, il existe une paire de chromosomes submédians de taille moyenne, les autres sont des acrocentriques dont la 4e paire porte des satellites sur l'extrémité distale de ses jambes. Les chromosomes acrocentriques sont de taille régulièrement décroissante de la 1re à la 7e paire, de la 8e à la 13e paire et de la 14e à la 17e paire. Entre ces trois groupes, il existe une discontinuité nette de taille. Le chromosome X

Source : MNHN, Paris

est un médiocentrique dont la taille est légèrement supérieure à celle de l'unique paire d'autosomes submédians. Le Y est le plus petit chromosome acrocentrique.

Sous-espèce D (b) : 2N = 36 (NF = 40) provenant de l'Ankaranana de Diégo. Ce caryotype à 2N = 36 comprend 34 autosomes et 2 gonosomes. Parmi les autosomes, il y a 2 paires de chromosomes submédians : une paire semblable à celle du caryotype à 2N = 38 (voir plus loin) et une paire dont la taille est beaucoup plus importante. Les autres autosomes sont représentés par 15 paires acrocentriques. La 4e paire de chromosomes acrocentriques porte des satellites sur l'extrémité de ses jambes. Les acrocentriques sont de taille régulièrement décroissante de la 1re à la 6e paire, de la 7e à la 12e paire et de la 13e à la 15e paire. Les chromosomes X et Y ont la même morphologie que dans le caryotype à 2N = 38.

Forme D (c) : Les deux sous-espèces *D(a)* et *D (b)* donnent un hybride naturel : *forme D (c)* 2N = 37 capturée dans l'Ankaranana et dans la Montagne d'Ambre.

Ce caryotype 2N = 37 comprend 35 autosomes et 2 gonosomes. Parmi les autosomes, il y a 3 chromosomes submédians : la paire de chromosomes submédians de taille moyenne qui existe dans les caryotypes à 2N = 36 et 2N = 38 et un chromosome submédian de grande taille semblable à la paire de grands submédians que l'on trouve dans le caryotype 2N = 36.

Parmi les autres autosomes, il existe 15 paires de chromosomes acrocentriques identiques à ceux des caryotypes à 2N = 36 et 2N = 38 et 2 chromosomes acrocentriques isolés, l'un de grande taille, semblable à ceux de la 7e paire, l'autre de petite taille, semblable à la 13e paire du caryotype à 2N = 38. Les gonosomes X et Y sont semblables à ceux des 2 autres caryotypes. Il semble, que comme pour les *Lemur*, l'évolution chromosomique se soit faite par des fusions centriques. Chez les animaux à 2N = 36, la grande paire de chromosomes submédians résulterait de la fusion centrique entre les chromosomes de la 7e paire et de la 13e paire des animaux à 2N = 38; en effet, dans les deux types, le NF est le même (NF = 40).

Sous-espèce D (d) : 2N = 36 (NF = 40) capturé dans la forêt de Sahafary (il diffère de *D (b)* par le fait qu'une fusion centrique rassemble les chromosomes 7 et 15 au lieu des chromosomes 11 et 16).

Les autosomes comprennent une paire de chromosomes médians de petite taille, une paire de chromosomes submédians de taille moyenne et 15 paires de chromosomes acrocentriques dont la 4e paire porte des satellites. Les acrocentriques peuvent se ranger en 3 groupes de chromosomes de taille régulièrement décroissante : le premier contient 4 chromosomes de la 1re à la 7e paire, le second de la 8e à la 12e et le troisième ceux de la 13e à la 15e paire. Le chromosome X est médiocentrique et le Y est un petit acrocentrique de la même taille que les chromosomes du groupe 3.

Sous-espèce D (e) : 2N = 34 (NF = 40) provenant de la forêt de Sahafary. Les autosomes comprennent une paire de chromosomes submédians de grande taille, une paire de chromosomes submédians de taille moyenne, une paire de chromosomes médians de petite taille et 14 paires de chromosomes acrocentriques qui peuvent se ranger en trois groupes : le premier comprend les chromosomes acrocentriques de la 1re à la 6e paire, le deuxième ceux de la 7e à la 11e paire et le troisième ceux des 13e et 14e paires. La 4e paire porte des satellites. Le chromosome X est médian et le Y est un petit acrocentrique identique à celui des caryotypes précédents.

Source : MNHN, Paris

Forme D (f) : 2N = 35. Comprend des hybrides naturels entre les sous-espèces *D (c)* et *D (d)*.

Espèce E : 2N = 34 (NF = 38), vivant dans l'Est, entre Tamatave et le Nord d'Antalaha. On la rencontre notamment près du lac Alaotra.

Espèce F : formule inconnue, vivant dans la région de Périnet et dont la répartition s'étend probablement sur la côte Est jusqu'à Fort-Dauphin.

La limite de répartition entre E et F se trouve probablement dans une zone située entre Ambatondrazaka, Moramanga et Tamatave où il est possible que les deux formes coexistent.

Espèce G : 2N = 26 (NF = 46), vivant dans la région de Fort-Dauphin. Ce *Lepilemur* est notamment abondant dans les *Didiereaceae*.

Pour nommer ces différentes « formes » et leur donner une existence « légale », nous avons recherché parmi les nombreuses espèces précédemment décrites, mais mises en synonymie dans les efforts de synthèse, celles dont le lieu d'origine était connu et correspondait aux types définis par la cytogénétique.

Les recherches bibliographiques nous ont permis de retrouver un certain nombre de noms donnés à des spécimens avec indications d'origine. A savoir :

L. mustelinus I. Geoffroy 1851 (Cat. méth. coll. Mammifères, Primates, 1851, p. 76). Type probablement acquis par J. Goudot dans la région de la côte Est au Nord de Tamatave, conservé en bon état au Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris, et ressemblant aux animaux de la région du lac Alaotra et du Nord de la forêt de l'Est. — Rode, 1939 : 438, n° 133.

L. ruficaudatus A. Grandidier 1867 (*Rev. Mag. Zool.*, (2) XIX, p. 256). Type récolté par A. Grandidier dans la région de Morondava et conservé en bon état au Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris. — Rode, 1939 : 438, n° 134 *a*.

L. dorsalis Gray 1870 (Cat. Monkeys, Lemurs and Fruit-eating Bats in British Museum, p. 135). Type récolté par D. van Dam dans le Nord-Ouest de Madagascar et conservé en mauvais état au British Museum (Natural History). Le crâne manque. Ce nom a été repris par Petit (1933) pour une forme localisée dans l'Ouest, entre la rive droite de la Betsiboka et le Haut Sambirano compris, ainsi qu'à Nosy Be.

L. pallidicauda Gray 1872 (*Proc. Zool. Soc. London*, 1872, p. 850). Type récolté par A. Crossley dans la région de Morondava et conservé au British Museum (Natural History).

L. caniceps (Peters 1874) (*Monatsber. Königl. Preuss. Akad. Wissensch., Berlin*, 1874, p. 690). Type à Berlin, décrit sous le nom de *Mixocebus caniceps*. Il s'agit d'une jeune femelle collectée dans l'Est par Crossley en 1872 et possédant une paire d'incisives à la mâchoire supérieure (ce qui serait anormal pour un adulte). Cet animal est probablement un jeune *L. mustelinus*.

L. edwardsi Forsyth Major 1894 (*in* M. O. Forbes, Handbook of the Primates, vol. I, p. 87). Type récolté par J. T. Last sur la rive Nord de la baie de Bombetoka (estuaire de la Betsiboka) et conservé au British Museum (Natural History).

Source : MNHN, Paris

L. microdon Forsyth Major 1894 (*in* M. O. Forbes, Handbook of the Primates, vol. I, p. 88). Type récolté par W. D. Cowan dans l'Est du Pays Betsileo (Haute Matsiatra), conservé en bon état au British Museum (Natural History) et correspondant aux animaux du Sud de la forêt de l'Est.

L. globiceps Forsyth Major 1894 (*in* M. O. Forbes, Handbook of the Primates, vol. I p. 89). Type récolté par J. T. Last à 25 km au Nord de Tuléar et qui était conservé dans l'alcool au British Museum (Natural History) (Schwarz 1931 : 420). Nous n'avons pu l'y retrouver. D'après la description d'Elliot (1900), il s'agit probablement d'un *L. leucopus*.

L. grandidieri Forsyth Major 1894 (*in* M. O. Forbes, Handbook of the Primates, vol. I, p. 89). Type récolté par D. van Dam dans le Nord-Ouest de Madagascar et conservé au British Museum (Natural History).

L. leucopus Forsyth Major 1894 (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, (6) XIII, p. 211). Type récolté dans la région de Fort-Dauphin et conservé en bon état au British Museum (Natural History).

L. mustelinus rufescens Lorenz-Liburnau 1898 (*Abhandl. Senckenb. Naturf. Ges.*, XVI, p. 446). Type récolté par A. Voeltzkow sur la rive Nord de la baie de Bombetoka (estuaire de la Betsiboka) et conservé au Senckenberg Museum, à Francfort-sur-le-Main.

On peut donc faire correspondre certaines « formes » définies par la cytogénétique à des types décrits. Deux d'entre nous ont proposé des noms nouveaux pour les autres.

Espèce A (2N = 20) : *ruficaudatus* A. Grand. (= *pallidicauda* Gray 1872) (fig. 116).
Espèce B (2N = 22) : *edwardsi* F. M. 1894 (= *rufescens* Lorenz 1898) (fig. 117).
Espèce C (2N = 26) : *dorsalis* Gray 1870 (= *grandidieri* F. M. 1894) (fig. 118).
Espèce D (2N = 34, 36 et 38) : *septentrionalis* Rumpler et Albignac 1975.
Sous-espèce D (a) (2N = 38) : *s. andrafiamenensis* Rumpler et Albignac 1975 (1).
Sous-espèce D (b) (2N = 36) : *s. ankaranensis* Rumpler et Albignac 1975 (2).
Sous-espèce D (d) (2N = 36) : *s. sahafarensis* Rumpler et Albignac 1975 (3).
Sous-espèce D (e) (2N = 34) : *s. septentrionalis* Rumpler et Albignac 1975 (4) (5).

---

(1) Holotype : 1 ♂, Madagascar Nord, chaîne de l'Andrafiamena (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Cat. Mamm. Ois., 1974-n°79).

(2) Holotype : 1 ♀, Madagascar Nord, forêt de l'Analamerana (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Cat. Mamm. Ois., 1974-n°77).

(3) Holotype : 1 ♂, Madagascar Nord, forêt de Sahafary (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Cat. Mamm. Ois., 1974-n°78).

(4) Holotype : 1 ♀, Madagascar Nord, forêt de Sahafary (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Cat. Mamm. Ois., 1974-n°80).

(5) Note de la rédaction. — La manière dont ces noms furent introduits dans la Nomenclature zoologique ne manquera pas de poser des problèmes si de nouvelles recherches montrent que des modifications doivent intervenir au sein de l'espèce *L. septentrionalis*.

Source : MNHN, Paris

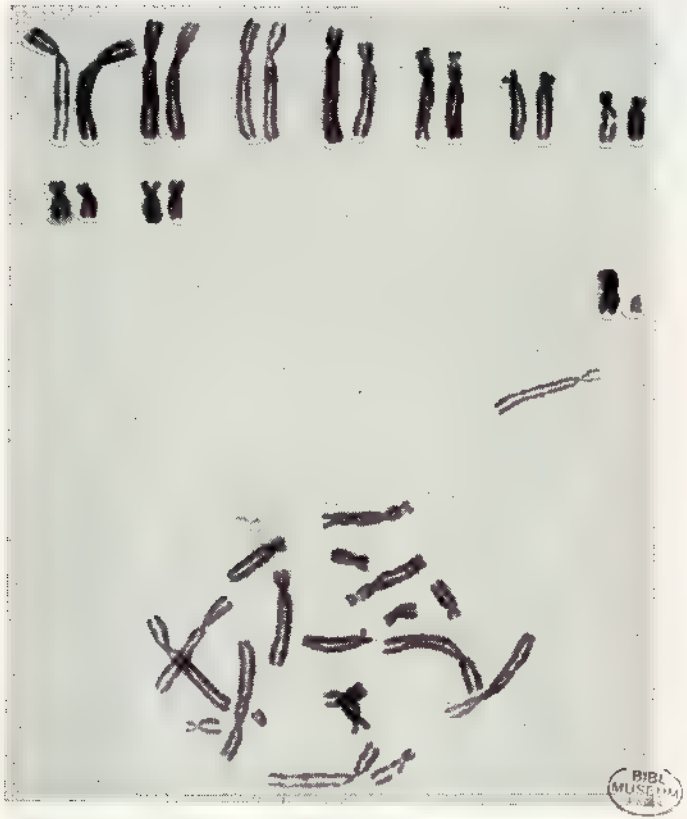


Fig. 116, chromosomes de *Lepilemur ruficaudatus*.

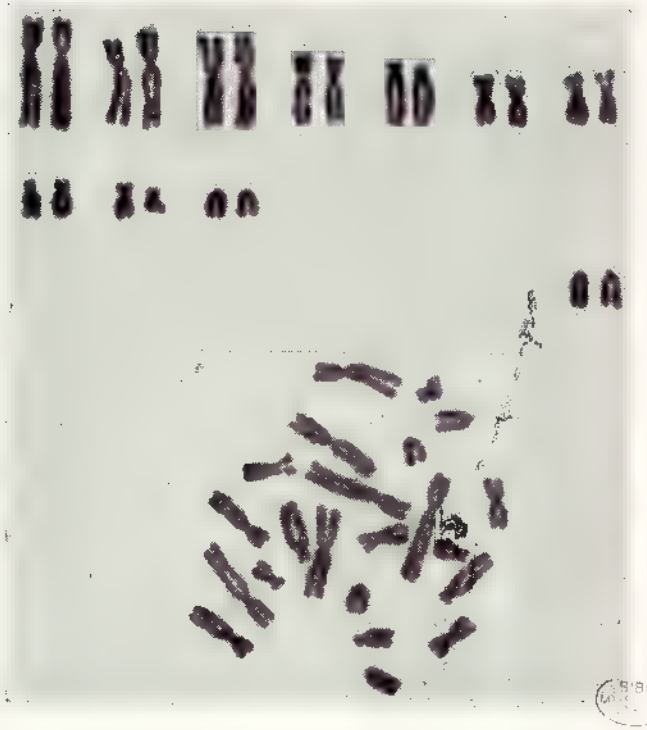


Fig. 117, chromosomes de *Lepilemur edwardsi*.

Source : MNHN, Paris

BIBL MUSEUM PARIS

Fig. 118, chromosomes de *Lepilemur dorsalis*.

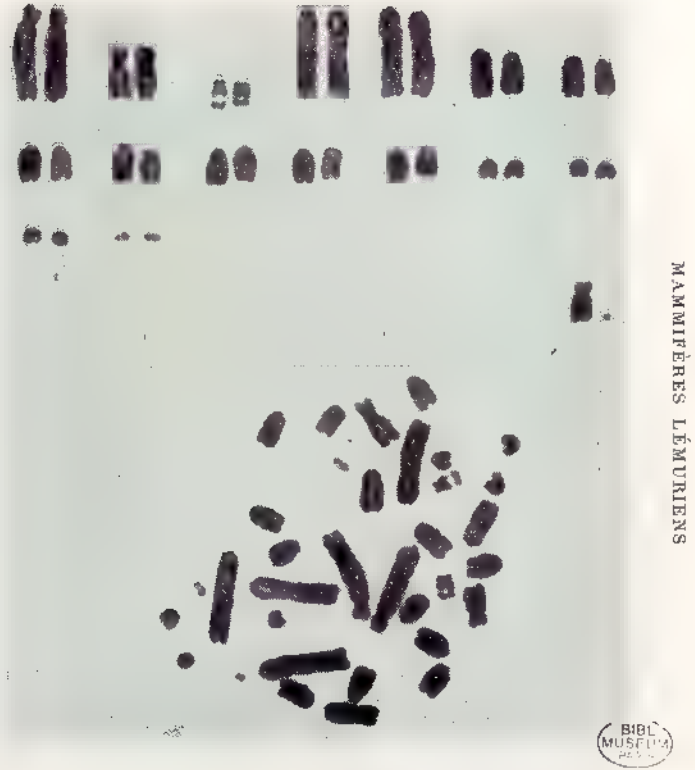

BIBL MUSEUM PARIS

Fig. 119, chromosomes de *Lepilemur mustelinus*.

Source : MNHN, Paris

Espèce E (2N = 34) : *mustelinus* I. Geoffroy 1851 (fig. 119).
Espèce F (2N = ?) : *microdon* F. M. 1894.
Espèce G (2N = 36) : *leucopus* F. M. 1894 (= *globiceps* F. M. 1894) (fig. 120).

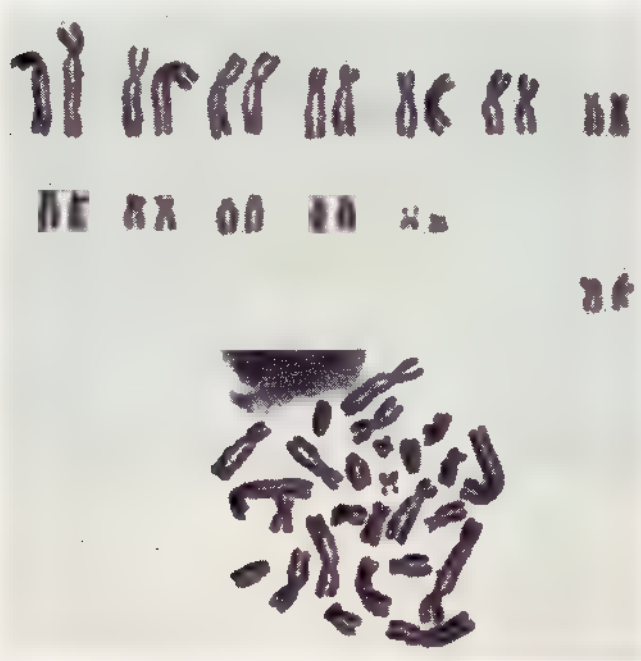


Fig. 120, chromosomes de *Lepilemur leucopus*.

Noms malgaches.

Lepilemur edwardsi - Repaka - Imitation du cri (Ankarafantsika).
Lepilemur ruficaudatus - Boengy - Imitation du cri (près de Morondava).
Lepilemur leucopus - Tranga Lavaka - Allusion à son habitude de venir regarder à l'extrémité de son trou (régions de Tuléar et de Sakaraha).
Sonygika ou Sony n'drebak - L'animal qui vit sur le Sony *(Alluaudia)* - Région de Fort-Dauphin.
Lepilemur mustelinus - Fitiliky ou Hataka - Imitation du cri (Est).

Noms étrangers.

Lépilémur - Sportive Lemur - Wiesel Maki.

3) Description des différents taxa

A — **Lepilemur ruficaudatus** A. Grandidier (fig. 121) (carte 9)

Taille (tête et corps : 25 à 30 cm). Queue presque aussi longue que le corps, souvent égale. Poids = 600 à 900 g. Pelage de couleur gris beige clair. Yeux jaunes. Oreilles bien visibles.

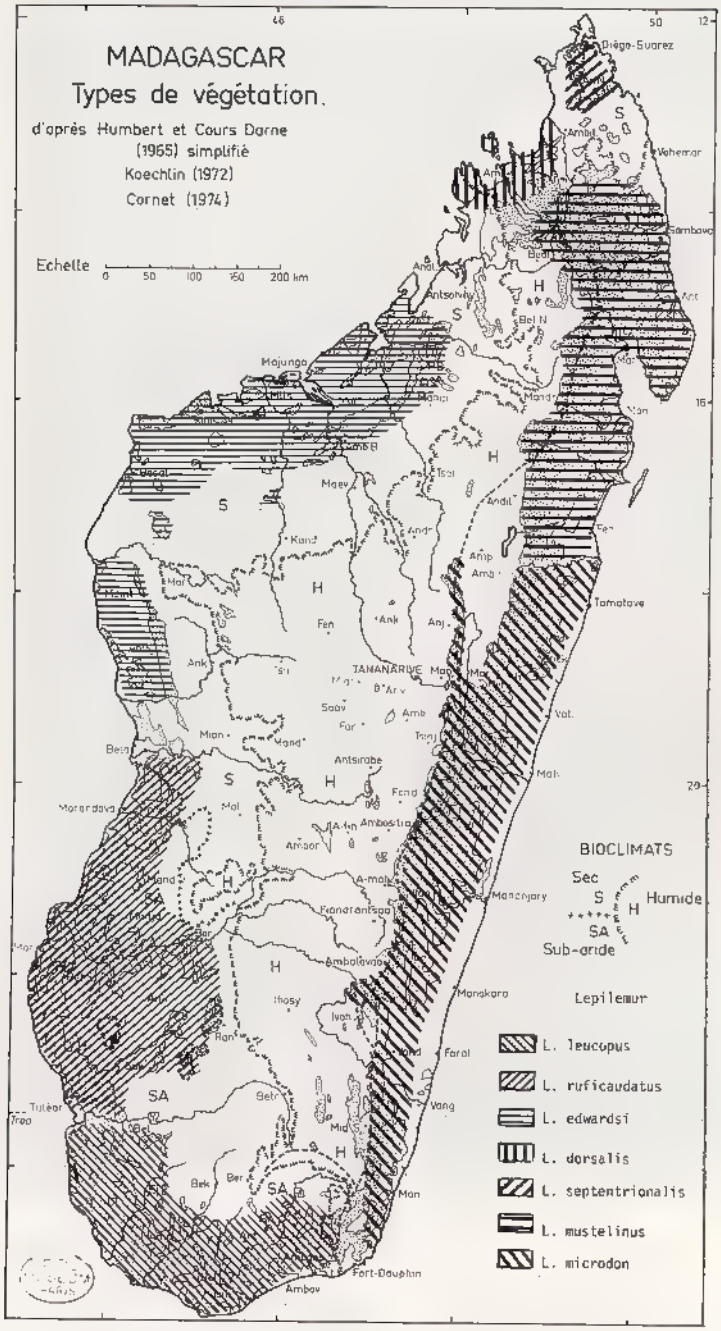
Source : MNHN, Paris

Fig. 121, *Lepilemur ruficaudatus*. — Animal subadulte.

B — **Lepilemur edwardsi** Forsyth Major (fig. 128) (carte 9)

Taille voisine de celle de l'espèce précédente à laquelle ce *Lepilemur* ressemble beaucoup. Pelage gris beige, teinté plus ou moins fortement de roussâtre sur les parties supérieures, mais généralement plus clair que celui de l'espèce précédente. Queue roussâtre, avec souvent l'extrémité blanche. Oreilles grandes et bien visibles.

Source : MNHN, Paris



Carte 9, répartition du genre *Lepilemur*.

Source : MNHN, Paris

C — **Lepilemur dorsalis** (Gray) (fig. 122) (carte 9)

Taille inférieure à celle des espèces précédentes : environ 25 cm; queue de même longueur que le corps. Crâne plus large et plus court que celui des autres espèces, avec les orbites plus grandes. Pelage brun, avec souvent une ligne foncée au milieu du dos. Oreilles petites, rondes et presque cachées dans la fourrure. Museau court, donnant à l'animal vivant une physionomie très différente de celle des autres espèces. Yeux bruns.

Fig. 122, *Lepilemur dorsalis* ouvrant la bouche dans une attitude agressive.

Source : MNHN, Paris

D — **Lepilemur septentrionalis** Rumpler et Albignac (carte 9 et fig. 125)

Lepilemur septentrionalis ressemble beaucoup par la couleur et l'allure à *L. edwardsi*, mais ses oreilles sont un peu plus courtes, sans toutefois être aussi courtes que celles de *L. dorsalis*. Sa taille est légèrement inférieure à celle de *L. dorsalis*. La taille du crâne reflète cette différence : longueur moyenne de six crânes de *L. septentrionalis* 522 mm. Longueur moyenne de six crânes de *L. dorsalis* 555 mm. Son pelage est nettement plus clair et plus gris que celui de *L. dorsalis*.

Fig. 125, répartition des *Lepilemur septentrionalis* indiquée par leur nombre chromosomique 2N : 34 = *L. s. septentrionalis*; 35 = Hybride 34 × 36; 36 = *L. s. sahafarensis*; 36 = *L. s. ankaranensis*; 37 = Hybride 36 × 38; 38 = *L. s. andrafiamenensis*.

E — **Lepilemur mustelinus** I. Geoffroy (fig. 123) (carte 9)

Espèce de grande taille (tête et corps : 30 à 35 cm; queue courte : 20 à 30 cm). Pelage brun, avec la queue plus foncée dans sa moitié terminale. Oreilles grandes. Le seul exemplaire vivant observé (une femelle) avait les yeux bruns.

F — **Lepilemur microdon** Forsyth Major (carte 9)

Ressemble pour la taille et la couleur à l'espèce précédente, mais les côtés du cou sont beige clair, formant une sorte de collier interrompu au milieu du dos. Oreilles grandes. Le seul exemplaire vivant observé (un mâle) avait les yeux jaune clair.

Source : MNHN, Paris

Fig. 123, *Lepilemur mustelinus*.

G — **Lepilemur leucopus** Forsyth Major (fig. 124) (carte 9)

Ce *Lepilemur* est de taille nettement plus faible que les autres taxa (tête et corps : environ 25 cm; queue, presque aussi longue). Pelage gris beige très clair devenant blanc sur les parties inférieures. Oreilles grandes.

Discussion. — Cet essai de mise au point systématique est encore insuffisant. Il reste probablement des formes de *Lepilemur* non encore décrites (observation, notamment par Albignac, d'une «forme» de grande taille près du sommet du Tsaratanana).

Source : MNHN, Paris

Fig. 124. *Lepilemur leucopus* agrippé à une branche d'*Alluaudia ascendens*, dont il utilise parfois les épines comme les barreaux d'une échelle.

Source : MNHN, Paris

L'existence de formes très proches mais différenciables par la cytogénétique, et même d'hybrides naturels entre deux formes voisines, montre que le genre *Lepilemur* est probablement encore en voie de spéciation. Les différences entre les formes sont peu visibles, car la sélection, s'appliquant à de petites espèces sensibles à la prédation, a probablement rendu impossible toute différenciation chromatique un peu poussée, à partir d'une coloration brune plus ou moins foncée ne permettant de subsister qu'aux formes se confondant bien avec leur substrat. Une différenciation chromatique n'aurait d'ailleurs eu qu'un intérêt très limité pour une espèce nocturne.

Un schéma possible de l'évolution chromosomique des *Lepilemur* serait le passage d'une formule primitive à forte proportion de chromosomes acrocentriques à celles des différentes espèces. Les fusions centriques, l'inversion péricentrique et les translocations jouent toutes un grand rôle chez les *Lepilemur*, contrairement aux *Lemur* où les fusions centriques sont les remaniements chromosomiques de loin les plus fréquents.

II. — Conditions d'observation

Les *Lepilemur* sont abondants dans presque toutes les forêts. On peut les trouver de jour à l'abri dans le trou d'un tronc creux (cas de la plupart des espèces) ou endormis à l'ombre dans une fourche d'arbre ou au milieu du feuillage.

Ils sont actifs la nuit et on peut les repérer facilement avec une lampe électrique par le reflet brillant du *tapetum lucidum* de leurs yeux et les observer longuement avec une lampe munie d'un filtre rouge pour ne pas les troubler.

III. — Caractères anatomiques

Les caractères anatomiques les plus intéressants dans le cadre de cet ouvrage concernent l'aspect original du genre par rapport aux autres Lémuriens et ses adaptations particulières.

1) Généralités. — Les principaux caractères du genre sont mentionnés dans la définition de la sous-famille. Au point de vue anatomique, les *Lepilemur* diffèrent principalement des *Lemur* par leur queue relativement courte, par la forme de la tête qui possède un museau court, par l'absence complète d'incisives supérieures et par des proportions différentes dans le squelette des membres en relation avec leur locomotion particulière.

2) Pelage, peau et glandes cutanées. — Les *Lepilemur* ont un pelage plus ou moins laineux et dense. Comme pour les autres espèces de Lémuriens on remarque, chez les formes de l'Est, un pelage beaucoup plus touffu.

A part une différenciation glandulaire chez le mâle de la peau de la zone scrotale, les *Lepilemur* ne possèdent pas de glande cutanée de marquage. Ces glandes scrotales correspondent à une zone nue situées sur la base du scrotum, au niveau de l'épididyme. Elles sont paires et confluent sur la partie médiane du scrotum. Sur un mâle adulte, *L. ruficaudatus* par exemple, elles s'étendent sur une surface ovale dont le grand axe mesure environ 9 mm.

3) Crane et dents (fig. 126 et 127). — Le crâne des *Lepilemur* se distingue nettement de celui des *Lemur*, car il présente un museau court et carré. Il se rapproche en cela de celui des *Hapalemur*. Par beaucoup de caractères, on peut le considérer comme intermédiaire entre celui des *Lemurinae* et celui des *Indriinae*.

Source : MNHN, Paris

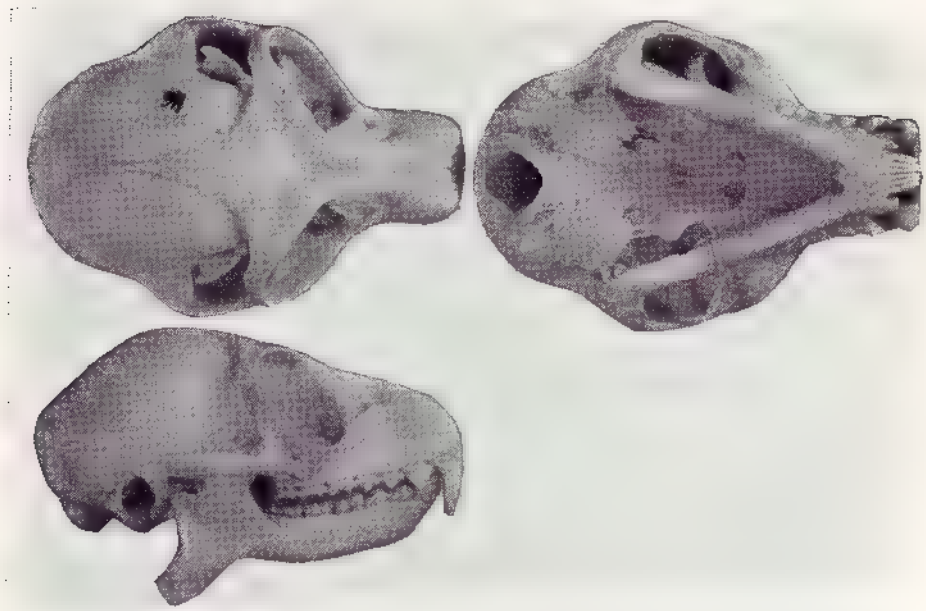


Fig. 126, crâne de *Lepilemur edwardsi*, grandeur nature.

Les incisives supérieures disparaissent chez l'adulte. Elles ne sont présentes que dans la dentition de lait (Schwartz 1931). Le genre *Mixocebus* avait été créé par Peters pour nommer un individu possèdant encore une telle incisive. Les canines supérieures se trouvent ainsi placées à l'extrémité antérieure du museau et elles sont généralement longues et tranchantes.

Le condyle présente une large surface articulaire postérieure qui ressemble beaucoup à celle de *Megaladapis* (Tattersall et Schwartz 1974). Cette forme peut suggérer un mode de mastication comparable chez ces deux animaux. D'autres caractères rapprochant les deux genres sont aussi signalés par ces auteurs : réduction de l'artère stapédiale chez *Lepilemur* alors qu'elle disparaît chez *Megaladapis*, ressemblance des prémolaires postérieures et des molaires postérieures, ordre de développement des prémolaires P2, P4, P3 (Tattersall et Schwartz 1974) comme chez *Microcebus* et la plupart des *Lemur*, tandis que leur ordre d'éruption est P4, P3, P2 comme *Hapalemur*, *Lemur catta* et les *Indriinae*.

4) Appareil digestif. — Le tractus digestif du *Lepilemur* a été figuré dans les planches de l'Atlas II de Milne-Edwards et A. Grandidier (1re partie). Il est comparable, par son développement, à celui des *Indri*. Il a aussi été schématisé par Charles-Dominique et Hladik (1971), qui ont insisté sur ses caractères originaux.

Nous le décrivons assez en détail (d'après les études de Charles Dominique et Hladik 1971), afin de mieux comprendre par la suite l'originalité de l'adaptation du régime alimentaire de ces animaux.

L'estomac des *Lepilemur* n'est pas transformé comme celui des grands Singes foliivores d'Asie et d'Afrique, et il présente une capacité moyenne. L'intestin grêle est très peu développé. La surface de l'ensemble, côlon plus coecum, est, par contre,

Source : MNHN, Paris

très importante. La surface relative $\frac{(\text{surface réelle} \times 1\,000)}{(\text{longueur tête et corps})^2}$ (HLADIK 1967) est égale à 607, alors qu'elle n'est que de 437 chez *Phaner furcifer* et 122 chez *Cheirogaleus medius*.

Dans l'intestin grêle, les villosités du duodénum sont recouvertes d'une muqueuse à cellules comparables à celles de l'estomac (cellules à pôle muqueux fermé). Les villosités de l'iléon sont très longues (surfaces absorbantes extrêmement développées) donnant un aspect chevelu à la surface (chez la plupart des autres Primates ces villosités de l'iléon sont au contraire réduites). Le très faible développement de l'intestin grêle des *Lepilemur* est compensé par une modification de la muqueuse du coecum et d'une partie du côlon. Ces organes sont en effet couverts de villosités dont la structure de la muqueuse rappelle beaucoup celle de la muqueuse absorbante du petit intestin.

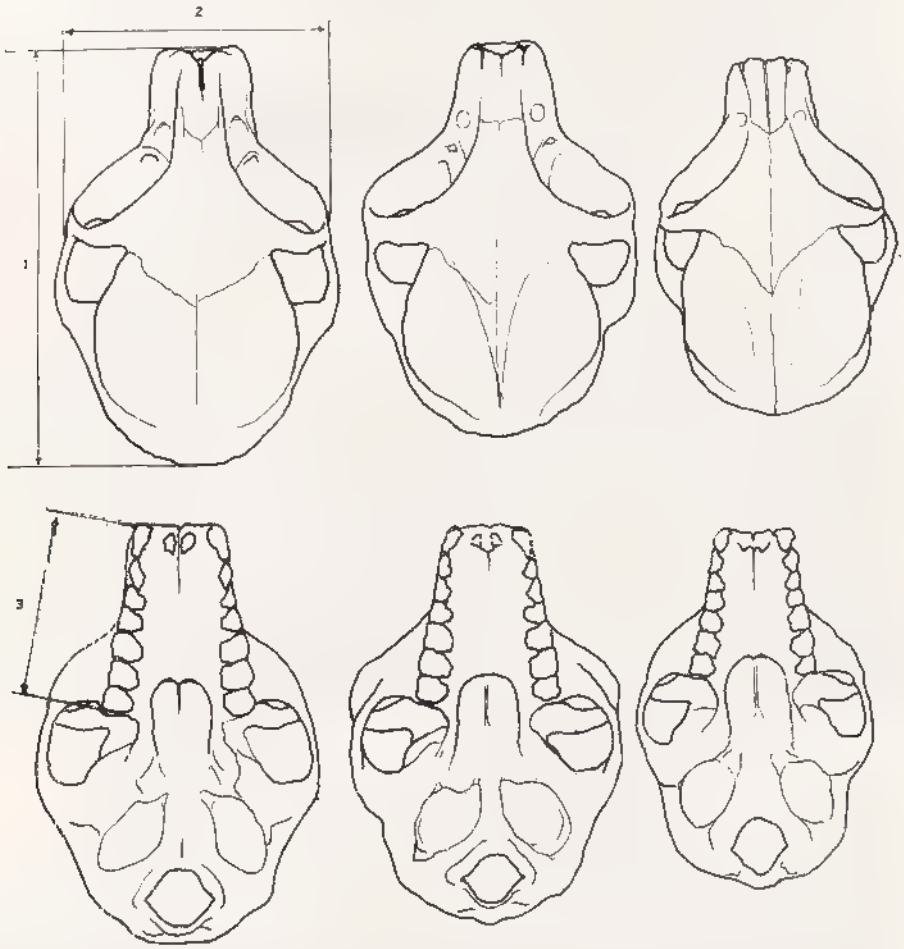


Fig. 127, de gauche à droite : crânes de *Lepilemur ruficaudatus*, *L. dorsalis* et *L. leucopus*. Les mesures 1, 2 et 3 indiquées correspondent à des moyennes de 55,5 - 37,5 et 23,8 pour *L. ruficaudatus* et pour *L. dorsalis*, de 51,4 - 32,8 et 21,9 pour *L. leucopus*.

Source : MNHN, Paris

Les villosités ont une forme particulière (HLADIK 1968). Elles sont ramifiées et les épais prolongements de la *muscularis mucosae* font penser à une grande mobilité.

On peut donc observer chez cet animal une muqueuse de type « stomacal » au début de l'intestin grêle et une structure de type « intestin grêle » dans le coecum et la première partie du côlon.

D'autres particularités originales caractérisent en outre le tractus intestinal des *Lepilemur* : l'extrémité du coecum est différenciée en un véritable appendice, organe lymphoïde caractérisé par une structure de surface sans villosité et une structure histologique typique.

Les *Lepilemur* ne possèdent pas de *cellules de Paneth*, cellules que l'on observe généralement, chez les Mammifères, dans les *cryptes de Lieberkühn* de l'intestin grêle. Cela sous-entend une sécrétion enzymatique différente de celle de la plupart des autres Primates.

Des inclusions à caractère phénolique et des cellules argentaffines dont la signification est discutée, ont encore été signalées.

Le *Lepilemur* semble correspondre à un type extrême par son adaptation foliivore et s'opposer au type insectivore décrit pour *Loris* (AMERASINGHE, VAN CUYLENBERG et HLADIK 1971) non seulement par la proportion extrême des granulations phénoliques, mais aussi par le gradient le plus faible dans la proportion des cellules caliciformes le long de l'intestin grêle.

Une autre particularité du tractus intestinal des *Lepilemur* est la présence d'une structure particulière d'une zone située près de la jonction iléo-colique (plaque iléo-colique). C'est un épaississement circulaire de la paroi intestinale qu'a observé HLADIK en examinant la surface de la muqueuse. Son aspect rappelle celui d'une *plaque de Peyer* (voir fig. 134) qui serait très épaisse, avec les nodules lymphoïdes jointifs. Elle porte une quarantaine de grosses perforations bien visibles à l'œil nu, ouvertes dans la lumière intestinale et qui se terminent par un cul-de-sac tapissé d'une muqueuse ressemblant à des *cryptes de Lieberkühn*. Sur le plan histologique, on note la présence dans ces plaques d'une série de nodules sphériques de nature lymphoïde joints par un tissu richement irrigué de capillaires sanguins. Dans ces deux tissus, de nombreuses cellules renfermant des granulations APS positives et réductrices dans la réaction argentaffine. La fonction exacte de cette plaque n'a pas encore été déterminée, mais une *plaque de Peyer*, transformée et située au même endroit, a été observée par HLADIK chez le Lapin qui, comme nous le verrons plus loin, peut être comparé au *Lepilemur* pour certains aspects de son régime et de son comportement alimentaire.

IV. — CARACTÈRES ÉTHOÉCOLOGIQUES

1) POSTURES, LOCOMOTION, MANIPULATION.

A - *Postures.*

(*a*) Au repos les *Lepilemur* ont toujours une position plus ou moins verticale, qu'ils soient abrités dans le trou d'un arbre mort ou agrippés à une branche verticale. S'ils sont au repos sur une branche, le corps est le plus souvent calé dans une fourche de façon à ce que le bas du dos ait un appui. Les pieds et les mains

Source : MNHN, Paris

enserrent un rameau vertical face auquel l'animal est tourné; les membres postérieurs sont repliés; le dos est voûté et la tête, inclinée entre les bras, repose sur les genoux. La queue est roulée sur elle-même entre les cuisses.

(*b*) Quand ils sont attentifs, prêts à se déplacer, les *Lepilemur* ont une posture très différente de celle des *Cheirogaleinae* et des *Lemur*. Leur corps est à peu près vertical, le dos légèrement voûté. Accroupi sur une branche, les genoux complètement repliés et la cuisse appuyée sur la jambe, l'animal est prêt à sauter d'une violente détente des membres postérieurs, ce qui est son mode de déplacement normal. Dans cette position les *Lepilemur* ne bougent pas volontiers le corps pour observer, mais leur tête, très mobile, peut faire un demi-tour complet, ce qui leur permet de regarder en arrière.

(*c*) Quelquefois, par exemple lorsqu'ils mangent, les *Lepilemur* se tiennent dans la position d'un quadrupède normal mais toujours assez gauchement.

(*d*) Lorsqu'ils sont en train de manger au milieu des petites branches, ils peuvent adopter des positions très variées mais toujours pour un bref instant.

(*e*) Les *Lepilemur* sont purement arboricoles. Dans les conditions naturelles, ils ne doivent pour ainsi dire jamais venir sur le sol. Quand on les y dépose, ils se tiennent sur les quatre membres très écartés, avec les pieds et les mains tournés vers l'extérieur, s'appuyant seulement sur la partie proximale de la paume, les doigts étant à demi-repliés.

B - *Locomotion.*

(*a*) Locomotion normale. Les *Lepilemur* sont bien adaptés au saut. C'est presque leur seule manière de progresser dans les arbres. Ils se déplacent ainsi d'un support plus ou moins vertical à un autre. Ils cheminent souvent au milieu d'arbustes ou d'arbres de moyenne grandeur. Dans ce cas ils sautent de tronc en tronc. La progression rapide se fait par une série de bonds successifs, les animaux ne touchant les troncs que pour y prendre l'élan d'un nouveau bond. Pendant le saut la queue semble presque inerte.

En progression normale, les bonds atteignent 1 à 2 m, mais des bonds de plus de 5 m sont possibles quand l'animal se reçoit à un niveau inférieur à son point de départ. Comme le décrivent Charles Dominique et Hladik (1971), il plonge en arrière depuis un support, se retournant sur lui-même dès le départ. A l'arrivée il amortit son contact avec le support grâce à ses pattes postérieures, les membres antérieurs n'intervenant qu'au dernier moment et les bras restant écartés de part et d'autre du support.

Les observations précises faites par Charles Dominique et Hladik montrent que dans leur milieu naturel, les *Lepilemur* du Sud peuvent sauter sur des branches épineuses d'*Alluaudia ascendens*. Les mains vont alors s'appuyer de part et d'autre du support et prennent appui sur les longues épines implantées perpendiculairement à son plan de trajectoire, ce qui lui évite de se piquer. De plus, lorsque les bonds sont très longs, la fin de la trajectoire tend à devenir parallèle à l'axe de la branche épineuse sur laquelle il se reçoit (donc perpendiculaire à l'axe des épines); comme le remarquent ces auteurs, les *Lepilemur* progressent cependant de façon très prudente sur les branches les plus épineuses.

Source : MNHN, Paris

(*b*) Lorsqu'ils se déplacent sur les branches horizontales, généralement pour se nourrir, les *Lepilemur* peuvent adopter une démarche quadrupède normale, mais seulement pour un instant assez bref et pour un court déplacement. Leur allure semble gauche et hésitante.

(*c*) Lorsqu'ils ont à grimper ou à descendre sur une liane ou une branche verticale, par exemple, pour changer de niveau, les *Lepilemur* le font par bonds successifs dus à la détente simultanée des membres postérieurs, ou bien ils grimpent plus lentement, déplaçant un membre après l'autre à la manière d'un homme montant à l'échelle.

(*d*) Un *Lepilemur* captif posé sur le sol se déplace gauchement sur les pattes postérieures par une série de bonds; le plus souvent il saute mollement, se laisse retomber sur les pattes antérieures et rapproche ensuite les pattes postérieures. Il peut aussi, plus rarement, se déplacer lentement en position quadrupède normale.

C - *Manipulation* (fig. 128 et 129).

La main des *Lepilemur* est un outil plus spécialisé que celle des *Lemurinae*. La paume et les doigts sont allongés. Cette disposition entraîne une diminution des possibilités pour les manipulations fines. Les mouvements de préhension pour saisir un petit objet sont assez mal coordonnés. Dans ces mouvements, le pouce est peu opposable aux autres doigts et l'objet est pris généralement entre les doigts et la paume.

Fig. 128, *Lepilemur dorsalis*, avec la main appuyée sur le sol.

Source : MNHN, Paris

Cette main allongée et tordue latéralement par rapport à l'axe du bras, ce qui est bien visible quand on pose l'animal à terre, a une forme en étroit rapport avec le mode de déplacement. Elle est adaptée pour tenir de larges branches verticales, mais peu habile à agripper les branches horizontales, surtout si elles sont fines. Cependant, comme la plupart des autres Lémuriens, les *Lepilemur* peuvent se servir de leur main pour tirer à eux une petite branche afin d'y cueillir un fruit.

Fig. 129, pied de *Lepilemur leucopus*. — On remarque l'énorme développement du pouce et la griffe du deuxième doigt.

Source : MNHN, Paris

Les *Lepilemur* ont en outre la curieuse habitude de se défendre en donnant des gifles. Lorsqu'on approche un objet d'un individu captif, il fait en général face et, tape dessus avec une violente détente du bras (fig. 130). Ce geste rapide est le plus souvent accompagné de grognements et d'un simulacre de morsure; il peut se renouveler de nombreuses fois de suite, si bien que l'animal donne l'impression de boxer.

Fig. 130, *Lepilemur edwardsi*. — Attitude agressive. L'animal a la gueule ouverte et est prêt à donner une gifle.

S'il est très excité, l'animal peut prendre une position menaçante, le corps bien droit, la bouche demi-ouverte, un bras dressé verticalement, prêt à le rabattre sur l'agresseur, tout en portant la tête en avant pour mordre rapidement avant de reprendre sa position. C'est ainsi généralement qu'un *Lepilemur* adulte cherche à se défendre quand on le prend dans un trou d'arbre à moins qu'il ne se tasse, au contraire, le plus possible au fond de son abri.

2) Rythme d'activité. — Pendant la journée il est, par exemple, très facile de voir des *Lepilemur edwardsi* et *ruficaudatus* dans leur trou d'arbre dans toutes les zones encore boisées de l'Ouest de Madagascar. Ils sont déjà éveillés lorsque le jour tombe et semblent souvent attendre avec impatience l'arrivée de la nuit. Au tout début de la nuit, ils sortent de leur trou et sont alors difficiles à observer.

Source : MNHN, Paris

Nous avons pu cependant en suivre dans la forêt de l'Ankarafantsika pendant plusieurs nuits en nous servant, pour les repérer, de leurs cris, du bruit de leurs sauts, et aussi en utilisant une lunette à rayons infra-rouges.

Dès la sortie de leur trou, après un ou deux sauts, ils se mettent tout de suite à manger des feuillages à proximité immédiate de leur abri. Au début de la nuit, entre 19 et 20 h, ils sont bruyants et leurs cris sont très variés. Ils continuent à se faire entendre de temps en temps, mais moins souvent, pendant le reste de la nuit. Entre les périodes pendant lesquelles ils se nourrissent, ils restent immobiles et font de longues pauses ou, de temps en temps, quelques sauts, avant de se remettre à manger.

Ils regagnent leur trou juste avant l'aube. Pendant toute la nuit, ils restent en général à une faible distance de leur refuge diurne, dont ils ne semblent guère s'éloigner à plus de 30 à 50 m.

Ces animaux se tiennent ainsi immobiles toute la journée et, comme les autres *Lepilemur*, recommencent à être actifs dès le coucher du soleil. Les *Lepilemur* sont plus actifs pendant les nuits chaudes; leurs sauts et leurs cris sont alors plus nombreux. Le froid, le vent ou la pluie ralentissent par contre leur activité.

Les observations faites sur *L. leucopus*, du Sud de Madagascar (Charles-Dominique et Hladik 1971) montrent qu'au mois de septembre le réveil avait lieu de façon très régulière entre 18 h 05 et 18 h 15, aussi bien pour les *Lepilemur* vivant dans le bush à Didiéréacées que pour ceux de la forêt galerie. Les mesures de luminosité évaluées à ces heures (Pariente 1971) sont alors : à 18 h 05 : 5,92 $\mu W/cm^2$ et à 18 h 15 : 1,97 $\mu W/cm^2$ (radiance mesurée entre 0,25 et 0,5 μ de longueur d'onde).

Cette luminosité équivalente à quelques dizaines de lux correspond approximativement pour l'homme à la limite de visibilité d'un texte écrit.

Dans ces forêts très claires, les animaux peuvent être observés tout au cours de la nuit. Charles-Dominique et Hladik ont pu ainsi préciser les périodes d'activité et de repos : à part les courtes périodes d'alimentation et les déplacements peu fréquents, les animaux restent généralement immobiles. Ces périodes d'immobilité complète peuvent durer plus de 2 heures. Un individu marqué, suivi constamment, a couvert 270 m au cours d'une nuit, ce qui correspond environ à 180 sauts et représente probablement l'activité maximum de ces animaux.

Les animaux regagnent leur gîte dès que le jour se lève, mais la différence de luminosité qui déclenche leur départ est à peine visible pour notre œil. Les mesures de luminosité (Pariente 1971) montrent qu'elle est alors 10 000 fois inférieure à celle qui a été mesurée lors du début de l'activité nocturne.

3) Abris. — Les *Lepilemur* de l'Est et de l'Ouest de Madagascar semblent presque tous avoir l'habitude de rechercher des trous d'arbres pour passer la journée. C'est le cas, par exemple, des *L. mustelinus* de la forêt de l'Est, des *L. edwardsi* de la forêt de l'Ankarafantsika (fig. 131 à 133), des *L. ruficaudatus* des forêts près de Morondava ou des *L. septentrionalis* des forêts de la Montagne d'Ambre, et il est facile de les trouver en observant systématiquement les vieux troncs à moitié morts.

Source : MNHN, Paris

Fig. 131, *Lepilemur edwardsi* à l'entrée de son abri.

Source : MNHN, Paris

Fig. 132, deux *Lepilemur edwardsi* dérangés la nuit au cours d'un repos dans leur abri. La lumière du flash fait briller leur *tapetum lucidum*.

Il est alors fréquent, surtout en fin d'après-midi, de voir l'animal la tête penchée à l'orifice d'un trou, en train d'observer avec curiosité. Nous en avons vu dans l'Ankarafantsika à des hauteurs très variables entre 2,50 m et plus de 10 m de haut et tous les trous que nous avons remarqués en janvier étaient habités parfois même par deux animaux : une mère et un jeune.

L. dorsalis de la région d'Ambanja et de Nosy Be n'a, contrairement aux autres *Lepilemur* de l'Ouest, jamais été trouvée dans un trou d'arbre. Ces animaux, comme nous l'avons vu, passent simplement la journée roulés en boule au milieu du feuillage.

Cette différence de mœurs est intéressante à signaler car il semble exister autant de trous habitables dans son habitat que dans les autres forêts. Ces animaux, conservés en captivité à Tananarive en compagnie d'autres *Lepilemur*, ne cherchent pas à se cacher d'emblée dans les nichoirs, mais les plus jeunes s'y habituent peu à peu et, au bout d'un mois, prennent généralement l'habitude de faire comme les autres. Les vieux individus, cependant, ne changent jamais d'habitude et, malgré de nombreux nichoirs disponibles, restent toujours roulés en boule au milieu du feuillage pendant la journée.

Les observations de *Lepilemur leucopus* dans le Sud (Charles Dominique et Hladik 1971) montrent que cette espèce utilise assez rarement un abri fermé pour passer la journée. Les forêts de Didiéréacées en sont d'ailleurs assez pauvres. Le gîte le plus caractéristique est le point de jonction des branches d'*Alluaudia ascendens* (« sony ») qui, restant peu inclinées par rapport à l'axe du tronc, forment une sorte de V avec un espace un peu abrité. Les *Lepilemur* s'y tiennent accroupis, le dos s'appuyant sur les épines qui usent son pelage d'une façon caractéristique. La majeure partie des animaux ont été vus dans ce type de gîte, mais quelques-uns ont été observés dans des cavités à l'intérieur de grosses branches de « Sony », dans des Euphorbiacées touffues, ou dans des massifs de lianes.

BIBL. DU MUSEUM

Source : MNHN, Paris

Fig. 133, *Lepilemur edwardsi* curieux, sortant la tête de son abri en plein jour pour « observer » l'observateur.

Les animaux, blottis dans la bifurcation des « Sony », évitent les rayons directs en tournant en même temps que le soleil dont les rayons ne sont jamais verticaux à cette latitude.

Dans les abris, la température et l'humidité relative de l'air sont d'ailleurs peu différentes de celles du milieu extérieur. Des mesures pour un gîte situé dans une branche creuse de « Sony » ont donné 23° C et 57 % d'humidité contre 25° C et 53,5 % d'humidité à l'extérieur.

4) Régime alimentaire. — La manière de se nourrir des *Lepilemur* est assez comparable à celle des *Propithecus*. Leur corps reste généralement vertical et ils se servent souvent de leur main pour rapprocher les petites branches. Ils mangent

Source : MNHN, Paris

des feuilles, de l'écorce et des fruits. Leur alimentation ne semble jamais comporter de proies animales, qu'ils seraient d'ailleurs probablement incapables de capturer. On peut considérer leur régime comme un type d'adaptation foliivore très poussée.

La prise de nourriture se poursuit au cours de toute la nuit, mais s'interrompt souvent par des périodes d'une heure ou deux. Les fleurs d'*Alluaudia*, par exemple, sont mangées directement avec la bouche sur l'inflorescence.

La seule étude détaillée de l'alimentation des *Lepilemur* concerne *L. leucopus* du Sud de Madagascar (fig. 134) (Charles Dominique et Hladik 1971). Un diagramme simplifié de leur régime a en outre été publié (Hladik 1967) d'après des observations de terrain sur des *Lepilemur* du Nord-Ouest (Petter 1962). Ces observations précises sur *L. leucopus* ne correspondent malheureusement qu'à une courte période (septembre-octobre 1970), mais c'est une période importante car c'est le moment de l'année où les disponibilités alimentaires sont les plus réduites.

Les évaluations réalisées par périodes sur le terrain ont permis de se faire une idée de la quantité totale d'aliments ingérés pendant la nuit (mesures confirmées par l'étude de contenus stomacaux) : 30 g de fleurs d'*Alluaudia ascendens*, 27 g de feuilles de *Boscia longifolia*, 4,5 g de feuilles d'*Alluaudia procera*, soit au total 61,5 g en poids frais.

Les espèces végétales suivantes ont été consommées pendant la période d'observation dans le Bush à *Didiereaceae :*

Alluaudia procera (Didiereaceae) : fleurs et feuilles;
Boscia longifolia (Capparidaceae) : feuilles;
Marsdenia cordifolia (Asclepiadaceae) : feuilles;
Salvadora angustifolia (Salvadoraceae) : feuilles;
Xerosicyos perrieri (Cucurbitaceae) : fruits verts.

Les observations faites toujours dans le Sud mais en forêt galerie sont beaucoup moins précises : en septembre la nourriture principale des *Lepilemur* y est formée par les feuilles composées de *Tamarindus indica* dont le rachis lui-même est consommé.

La composition des aliments utilisés par les *Lepilemur* a pu être calculée d'après la moyenne des trois principales catégories d'aliments formant à eux seuls environ 70 % du total de l'alimentation en septembre. La moyenne en poids sec correspond à : protides = 13,6, lipides = 1,79 %, glucides réducteurs = 4,9 %, cellulose = 15,1 %, fraction complémentaire 64,6 % (dont 8,9 % de matières minérales). Cette dernière catégorie, peu assimilable, est relativement très importante et le régime, pauvre en glucides et en lipides, ne lui confère qu'un très faible pouvoir énergétique, du moins sous sa forme brute.

Selon Charles Dominique et Hladik (1971), la quantité de nourriture consommée par les Lépilémurs (environ 1/10 du poids de l'animal par 24 heures) est relativement faible par rapport à ce qui a été calculé chez d'autres Primates, et une estimation des échanges d'énergie qui se font entre l'animal et le milieu extérieur permet à ces auteurs, en évaluant les apports énergétiques d'une part et les dépenses énergétiques d'autre part, d'établir le budget énergétique total. Les imprécisions dans les évaluations sont probablement assez faibles :

(*a*) Les apports énergétiques sont ainsi évalués à 13,5 K Cal par 24 h en considérant les protides, lipides et glucides (plus ou moins 10 K si la cellulose et d'autres fractions considérées habituellement comme du lest intestinal sont dégradées).

Source : MNHN, Paris

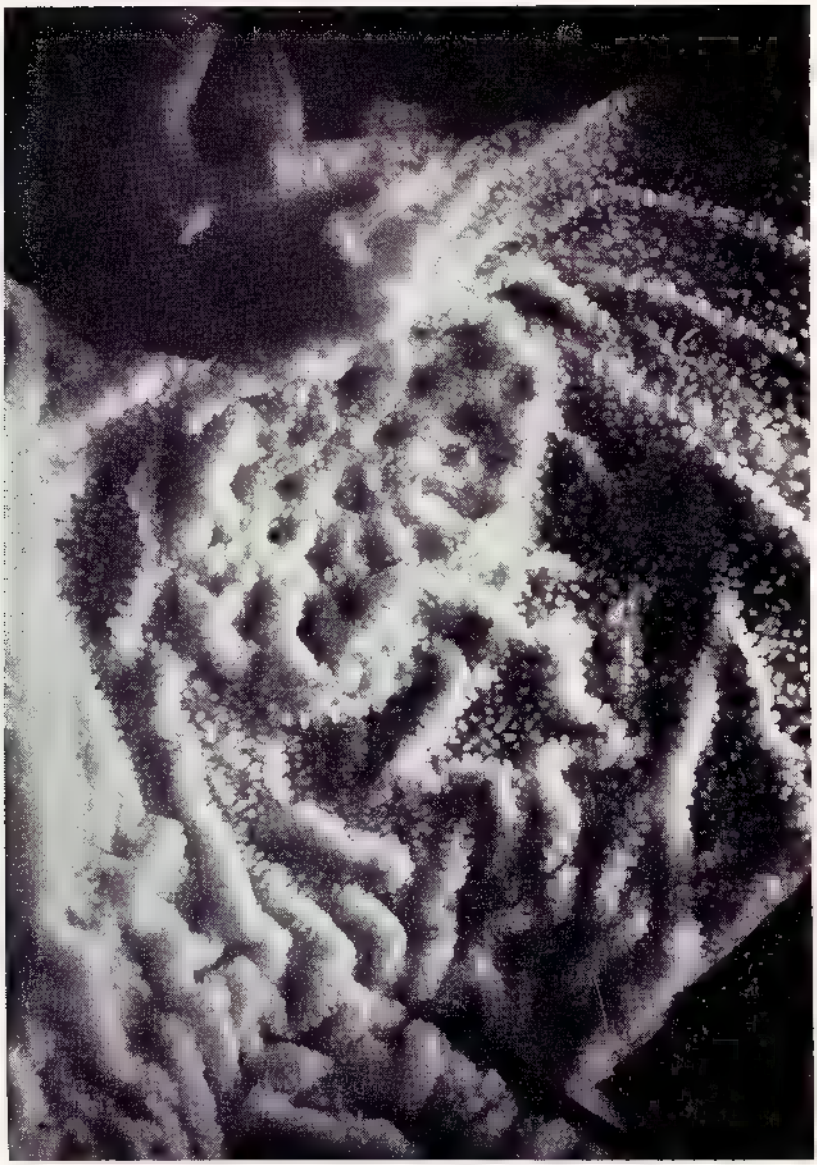


Fig. 134, Plaque iléo-colique de l'intestin de *Lepilemur*, organe dérivé d'une plaque de Peyer (aspect de l'organe sur une pièce fixée). La valvule iléo-caecale située en bas à droite a été coupée; le colon et le coecum sont ouverts, montrant à l'intérieur les villosités (d'après Charles Dominique et Hladik).

(*b*) Le métabolisme de base est évalué à 30 K Cal par 24 h (ce qui est une valeur assez basse mais possible en milieu tropical).

(*c*) La régulation thermique n'entraîne qu'une faible dépense.

Source : MNHN, Paris

(*d*) L'énergie musculaire dépensée est estimée (en évaluant les déplacements et l'énergie dépensée par les sauts) à 2,16 K Cal par nuit (180 bonds en moyenne).

On peut donc constater que l'énergie dépensée, bien que relativement très faible, ne correspond pas aux apports énergétiques et que les *Lepilemur* devraient maigrir (ce qui n'est pas le cas). Ils possèdent donc des possibilités particulières de dégradation de la matière cellulosique et doivent être en outre des animaux très économes.

Une explication de ce problème est fournie par Charles Dominique et Hladik (1971) grâce à la découverte d'un comportement de « *coecotrophie* » chez ces animaux. Ce comportement, qui rappelle celui notamment de certains Lagomorphes, est caractérisé par l'ingestion de certaines fèces et est accompagné par des manifestations de toilette particulières.

Les animaux observés dans la nature présentent, au cours de la journée pendant leur repos, de courtes périodes d'excitation caractérisées par un comportement irritable avec des mouvements agressifs dirigés vers des perturbations extérieures; ces moments d'excitation précèdent la coecotrophie.

Avant de procéder à l'ingestion des fèces, l'animal s'assied, le dos voûté, penché en arrière, et commence par lécher sa queue, puis l'ensemble du pelage, avant de lécher activement sa région génito-anale et d'avaler des fèces.

La coecotrophie, étudiée surtout chez le lapin, permet l'absorption de matériaux néoformés, dans le cœcum, grâce à la présence des bactéries. Il y a enrichissement en certains facteurs (vitamines par exemple), qui sont absorbés quand les fèces traversent le tractus digestif. Il est probable que la seconde digestion permet en outre de digérer plus complètement certains matériaux difficiles à dégrader lorsqu'ils n'ont pas subi une action bactérienne préalable. Ceci augmente certainement la valeur nutritive des aliments ingérés et permet aux *Lepilemur* de survivre à certaines époques, dans des conditions de pénurie alimentaire assez poussées.

En captivité. — En captivité les *Lepilemur* sont très friands de lait condensé pur ou dilué. Ils acceptent la plupart des fruits : banane, orange, tomate, ananas, mais ils semblent préférer la pomme et la banane. Ils aiment le pain, le riz cuit, la salade, les radis et mangent les feuilles, les bourgeons, l'écorce de Manguier et les feuilles de Bambou. Ils peuvent manger celles du Manguier même si elles sont sèches. Nous en avons vu en captivité brouter l'herbe sur le sol de leur cage; dans certains cas même ils absorbent des petits morceaux de terre, ce qui peut représenter un comportement anormal. Privés de lait pendant trois jours, nos animaux captifs venaient flairer une assiette pleine d'eau sans pourtant y toucher. Il est probable que, dans la nature, ils lèchent les feuilles mouillées comme le font les *Lemur*. Malgré une nourriture la plus variée possible, et l'adjonction de mélanges vitaminiques divers à leur régime, il est cependant très difficile de conserver longtemps des *Lepilemur* en captivité.

De nombreux essais réalisés à Tananarive dans de mauvaises conditions se sont soldés par des échecs après un ou deux mois. Les animaux adultes sont très sensibles au *stress* dû à la captivité. A Tananarive, ils souffrent du froid et ont du mal à s'adapter à la nourriture qui leur est offerte.

Des animaux conservés dans des pièces chauffées au Vivarium de Tananarive et au Vivarium de Paris, ont pu être gardés pendant plus d'un an (Letellier et

Source : MNHN, Paris

PETTER 1961) et au Laboratoire de Brunoy pendant plus de deux ans en les nourrissant de salade, de feuilles de Châtaignier, de Ronce et de Saule, avec un appoint de fruits et de lait.

De nouvelles tentatives d'élevage montrent qu'ils survivent facilement s'ils sont conservés dans un local suffisamment spacieux, avec un nichoir étroit pour qu'ils puissent s'y retirer pendant le jour. Il est nécessaire que la température soit supérieure à 25° C.

5) REPRODUCTION. — Il existe très peu de différence morphologique entre le mâle et la femelle.

L'accouplement a lieu de mai à juillet. La gestation dure 4 mois et demi et il n'y a qu'un jeune. Les naissances ont lieu de septembre à novembre. Le jeune, à la naissance, a les yeux ouverts, est couvert de fourrure, bouge beaucoup, peut se déplacer à côté de sa mère en grimpant aux branches et sait s'agripper au pelage maternel. Quand elle veut se déplacer, la femelle laisse son jeune seul, agrippé à une branche, ou bien saute avec lui en le tenant dans la bouche. Comme chez les *Lemur*, seules les mamelles pectorales sont développées. Le jeune tête jusqu'à l'âge de 4 mois. Il y a normalement un jeune tous les ans (toutes les femelles adultes capturées dans la nature en août et septembre étaient gestantes).

6) MOYENS D'INTER-COMMUNICATION.

A - *Signaux sonores* (fig. 135). — Les signaux sonores émis par les *Lepilemur* varient selon les espèces. Nous avons pu les étudier dans la nature à l'occasion de diverses missions sur le terrain dans l'Ouest, le Nord et le Sud. Nous n'avons pu, malheureusement, recueillir jusqu'à maintenant, aucun document concernant les espèces de l'Est. Certains cris sont discrets, d'autres très bruyants; une densité importante d'animaux correspond toujours à une plus grande fréquence de manifestations sonores. Les cris sont émis dès le coucher du soleil, avec parfois une grande intensité, et correspondent aux premiers déplacements. Par la suite, ces manifestations vocales sont très irrégulières et dépendent des rencontres entre individus ou de troubles divers. Au début et en fin de nuit la luminosité est plus grande, les animaux s'observent plus facilement et s'excitent mutuellement. Il en est de même au milieu de la nuit quand la lune se lève.

La plupart des cris émis par les *Lepilemur edwardsi* de l'Ankarafantsika, les *Lepilemur dorsalis* de la région de Nosy Be et les *Lepilemur leucopus* du Sud sont extrêmement variés en intensité et en tonalité; ils s'échelonnent entre le grincement faible et les cris aigus et puissants. Il nous a fallu une assez longue habitude et des enregistrements nombreux dans la forêt pour arriver à les distinguer, tant il existe d'intermédiaires et d'expressions différentes du même cri. Ceux des autres formes de *Lepilemur* de l'Ouest nous ont paru en général moins bruyants et moins variés. Nous n'avons jamais entendu les cris des *Lepilemur* de l'Est : *L. mustelinus* et *L. microdon*, malgré de nombreuses nuits d'observations en leur compagnie.

Nous avons remarqué chez les *Lepilemur* des cris d'appel mère-jeune, et des échanges de cris très variés que l'on peut provisoirement classer dans les cris de liaisons et d'alarmes. En fait ils traduisent graduellement le degré d'excitation; leur fonction est semblable à celle des cris de *Phaner*.

Source : MNHN, Paris

(*a*) *Cris de contact et de recherche du contact.*

Cris d'appel mère-jeune. — Dès la naissance, la mère laisse son jeune agrippé sur une branche pendant qu'elle va se nourrir. De temps en temps, elle le transporte dans la gueule.

Dès qu'il est capable de se déplacer seul, il suit la femelle et les deux animaux restent en contact sonore.

Chez *Lepilemur edwardsi*, la mère émet de temps en temps, parfois toutes les 2 ou 3 secondes, des « tien » discrets et assez brefs. Le jeune répond par une plainte faible « on-on ».

Chez *Lepilemur dorsalis*, l'appel de la mère est plus sec, ressemblant un peu au bruit d'un baiser. En captivité, le jeune séparé de sa mère émet des petits cris aigus signalant vraisemblablement la détresse. La mère répond par des soufflements de gorge et vient le chercher.

Chez *Lepilemur leucopus*, des cris assez voisins émis par la mère accompagnée de jeunes ont été enregistrés.

(*b*) et (*c*) *Cris de liaisons sonores et d'alarmes.* — Chez les différentes espèces, on peut distinguer plusieurs sortes de cris gradués, témoins du degré d'excitation.

Lepilemur leucopus

L. leucopus émet des séries de « hein » rauques plus ou moins rapprochés, suivies d'un « hi » plus aigu et parfois répété. Les séries de « hein » ne sont pas toujours suivies de « hi » et ces cris peuvent s'espacer et devenir plus longs. Les « hi » peuvent être émis seuls ou en séries régulières.

Quand ils crient, deux animaux se font toujours face, séparés par une distance de 3 à 10 m. Les « hein-hein-hein-hein » sont émis à la fois par les deux individus qui se répondent. Le premier commence une série de « hein-hein-hein » vite arrêtée par un « hi » de son voisin. Plusieurs « hi » peuvent alors être échangés par les deux animaux qui se calment en continuant toutefois à se faire face.

Un cri peut en déclencher un autre plus loin, surtout au début de la nuit, alors que les animaux sont excités. Les animaux qui crient sont le plus souvent des mâles adultes qui se font face à la limite de leurs territoires (ce comportement a d'ailleurs été utilisé pour définir les territoires). Plus rarement il s'agit de femelles adultes qui s'affrontent entre elles, toujours aux limites de leurs territoires. Par deux fois, un mâle a été vu adresser une série de « hein-hein » à une femelle se déplaçant sur son territoire. Chaque fois la femelle répondit par un « hi » et continua son chemin, le mâle ne lui prêtant alors plus attention.

Charles Dominique et Hladik (1971) interprètent les « hein-hein-hein » comme des cris agressifs et les « hi » comme des cris de signalisation individuelle ou territoriale. Il existe des variations individuelles reconnaissables dans ces cris.

Ces *Lepilemur* peuvent émettre aussi les « hi » en séries régulières, correspondant à un niveau d'excitation plus élevé.

Lepilemur edwardsi

Une première catégorie de vocalisations correspond à des sons puissants, répétés parfois à quelques secondes d'intervalle. On peut les figurer par le mot « o-o-o-o-ai » (dont les o séparés donnent une impression tremblée et le « ai » plus accentué se

Source : MNHN, Paris

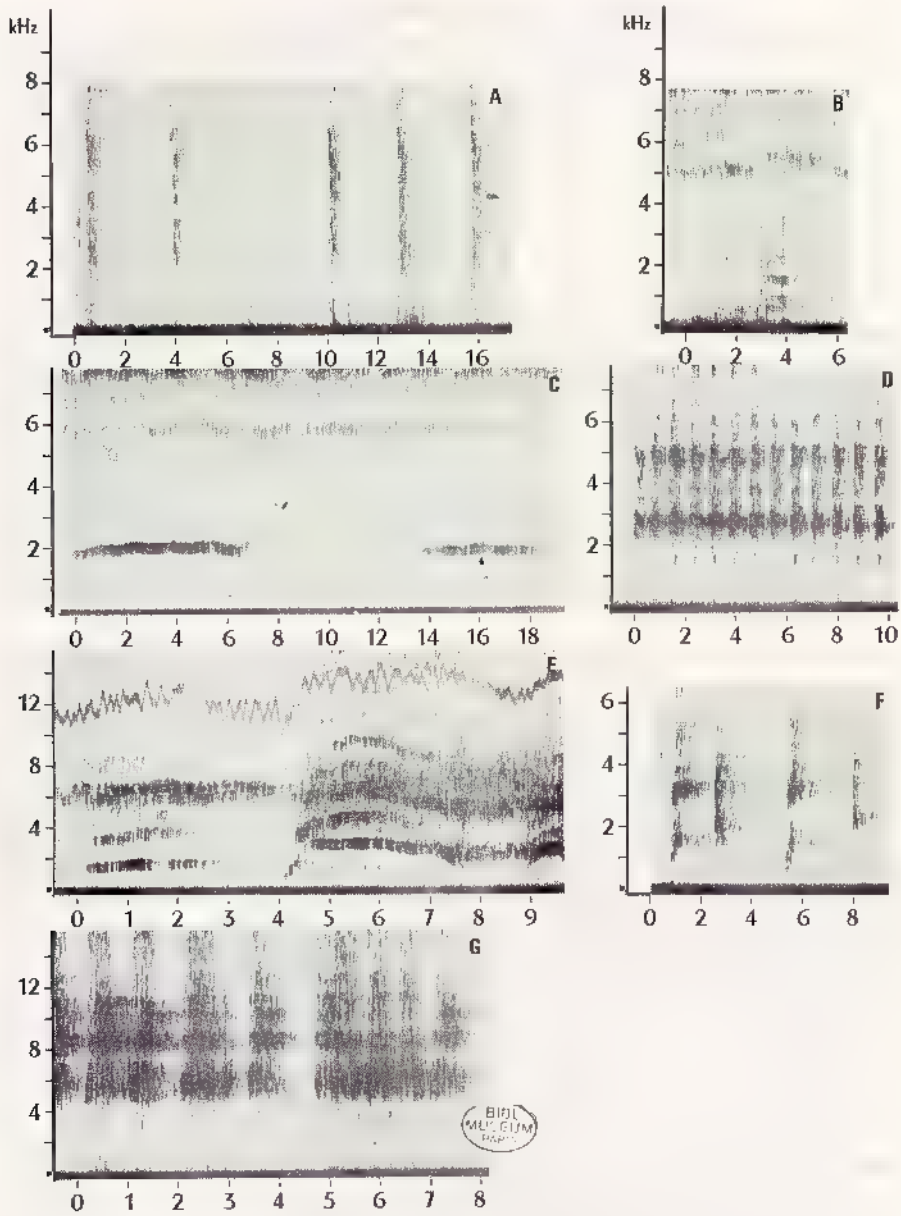


Fig. 135, *Lepilemur*.

A : Succession de faibles grognements ressemblant à des « baisers » émis par la mère *L. edwardsi* pour appeler son jeune (8 000 *Wide* V. n.).

B : Plainte faible d'un jeune *L. edwardsi* répondant à l'appel de sa mère (8 000 *Wide* V. n.).

C : Plaintes prolongées d'un *Lepilemur dorsalis* correspondant au début d'un dialogue (8 000 *Wide* V. n.).

D : « Bêlement » d'un *Lepilemur septentrionalis* (8 000 *Wide* V. n.).

E : Dialogue entre deux *Lepilemur edwardsi*. En réponse à plusieurs « plaintes » identiques

Source : MNHN, Paris

termine très brusquement). Le cri est souvent immédiatement suivi d'un « oui-ou », dont la première partie (« oui ») est extrêmement forte et accentuée sur le i et la deuxième (« ou ») est moins forte et se termine très brusquement. Ces cris, qui comportent de nombreuses variantes, sont purs et ne donnent pas l'impression de grincement quand ils sont typiques. Le « o-o-o-o-ai » est plus ou moins fort et le « ai » plus ou moins sec et aigu; ils peuvent être émis indépendamment l'un de l'autre. D'autres cris moins typiques et plus grinçants peuvent être considérés comme dérivés du « o-o-o-o-ai ». Le même animal peut, cinq minutes durant, émettre des « o-o-o-ai » plus ou moins forts, qui s'espacent progressivement tout en se transformant.

D'après toutes nos observations, il semble que ces cris soient toujours émis lors de la rencontre de deux animaux, l'émission de l'un entraînant la réponse de l'autre. Plusieurs fois, après un duo, l'une de ces deux voix cessait, tandis que l'autre continuait un moment en diminuant progressivement d'intensité. Plusieurs fois nous avons entendu le premier cri suivre les cris de colère d'un animal captif qu'on saisissait, ce qui montre bien la « teinte » agressive du « o-o-o-o-ai ».

Ces cris sont en relation avec le comportement territorial des animaux. Ils semblent correspondre à des signaux d'intimidation de la part de deux animaux à la limite de leur territoire.

— Une deuxième catégorie de vocalisations, dans l'ensemble plus aiguës que les précédentes, doit correspondre à une excitation plus intense. On peut représenter ces cris par « oui-oui-oui-oui-oui », succession rapide plus ou moins longue de « oui » aigus, forts, nettement séparés, d'intensité et de tonalité égales, se terminant brusquement. Parfois il s'agit d'une cascade de « oui » d'intensité et de rythme décroissants. Le ton de ces cris semble varier quelque peu selon les individus. Les uns émettent un « oui » plus aigu, les autres une sorte de « ouai » un peu plus grave et, parfois, on peut distinguer les différences de timbre de deux animaux qui crient en duo. Parfois, les « oui » sont peu nets et ressemblent presque à des grognements de *Lemur*.

Lepilemur dorsalis

Les cris de *L. dorsalis* sont assez différents de ceux des autres espèces, ce qui confirme la séparation taxonomique basée sur les différences anatomiques et comportementales : la plupart des cris sont plus grinçants et moins aigus.

— Les vocalisations correspondant à la première catégorie sont moins typiques que celles de *Lepilemur edwardsi*. On peut les assimiler sans doute à la première partie des cris de celui-ci. Parfois, aussi nous avons entendu des cris sonores en cascade, prolongés et un peu aigus, que l'on peut représenter par « ouaiouaiai ouaieee ouie ouaie ouaie », chaque syllabe prononcée lentement. Les deux premières

---

« oooooo-ai » d'un *Lepilemur*, comme celle du début du sonogramme; un autre individu émet une succession de 2 cris aigus « ouiii-oui » dont le premier surtout est très intense (16 000 *Wide* V. n.).

F : Grognement de *Lepilemur ruficaudatus :* "Boa-Ka Boa-Ka" (16000 *Wide* V. n.).

G : Succession de cris agressifs de *Lepilemur edwardsi* (16 000 *Wide* V. n.).

Source : MNHN, Paris

sont fortes, égales et se suivent plus rapidement, les autres se succèdent de moins en moins vite. Le ton monte sur le « ouai » de la troisième syllabe et parfois de la quatrième qui sont les plus sonores de toutes. Ensuite l'intensité baisse.

Aucun de ces cris ne se termine de façon brusque comme chez *Lepilemur edwardsi* de l'Ankararafantsika, cependant il s'agit certainement là aussi d'un duo entre deux animaux en bordure de leur territoire.

Un autre cri plus rare que l'on peut aussi faire figurer dans cette première catégorie est une sorte de « greeeeeeeeee », grincement très long émis sur le même ton, isolément, de temps en temps par un animal. Certains de ces cris ressemblent même à des bêlements.

— Les vocalisations de la deuxième catégorie, qui peuvent aussi suivre immédiatement les premières, sont plus faciles à comparer à celles de *Lepilemur rufescens*. L'une est tout à fait comparable à un cri de Pie : « he-he-he-he-he-he-he » plus ou moins long aux syllabes égales, très rapprochées et se détachant brusquement; ce signal est beaucoup plus sec que le cri correspondant de l'autre espèce.

Certaines fois les dernières syllabes de la série deviennent de plus en plus espacées et fortes.

Nous avons entendu de ces cris en réponse à des cris ou grognements de *Lemur macaco* troublés dans leur sommeil ou en réaction à notre approche.

C'est par des « cris de Pie » que tous les *Lepilemur* des environs réagissaient quand on tapait brusquement sur un morceau d'écorce séchée dans la forêt.

Lepilemur septentrionalis

Ce *Lepilemur*, observé dans l'Andrafiamena, nous a paru particulièrement vif et rapide. Nous avons enregistré chez cette espèce des plaintes grinçantes, « fitsifit » précédées ou interrompues par des « crecre cra craa creeeee » aigus et puissants correspondant probablement au duo de 2 animaux en bordure de leur territoire.

Ce *Lepilemur* émet aussi des successions rapides d'une dizaine de « ki » suivis d'un ou deux « kié » plus forts. En réponse, un autre animal émet une longue succession (une vingtaine d'éléments) du même cri. Le premier reprend ensuite une émission plus forte et plus aiguë d'une dizaine de cris entraînant à nouveau une longue réponse du second. Il s'agit là aussi de duos.

Les cris de deuxième catégorie correspondent probablement à un niveau d'excitation plus important que celui de la première. Ce sont d'ailleurs des cris très semblables que les animaux émettent lorsqu'on cherche à les capturer.

Lepilemur ruficaudatus

Des observations prolongées, faites dans la forêt de Morondava, où la densité de *Lepilemur ruficaudatus* était pourtant forte, ont montré que cette espèce émettait les cris de duos beaucoup plus rarement que ses homologues de l'Ouest et du Sud. Dans ces zones, ce sont incontestablement les *Phaner* (qui ne coexistent pas avec les autres espèces de *Lepilemur*) qui semblent avoir la suprématie vocale.

Les cris les plus sonores de *Lepilemur ruficaudatus* sont des « boa-ké » répétés, correspondant à la situation d'émission du premier type de vocalisations des autres Lépilemurs (c'est de là que leur vient leur nom malgache « Boengy »). Leur intensité

Source : MNHN, Paris

et cadence variables remplacent probablement la variété des cris des autres espèces; un « arr » grave et plus discret peut précéder ces vocalisations ou bien les suivre quand il y a duo.

Nous n'avons pas entendu de cris correspondant aux vocalisations du second type; par contre, lors des affrontements, très excités, ils détachent des écorces de gros arbres (« Aroby » en particulier). Ce comportement est peut-être à rapprocher du *tree shaking* des autres espèces de *Lepilemur*.

(*d*) *Cris de refus de contact.* — En captivité, les *Lepilemur* approchés par une main ou un bâton donnent des gifles et cherchent à mordre en émettant des séries de soufflements sonores souvent suivis d'une vocalisation à 2 temps. Nous avons aussi remarqué, lors de combats inter-spécifiques, des cris aigus et de même intensité accompagnant des coups de pattes et des morsures. Ces cris nous ont semblé aussi correspondre plusieurs fois dans la nature au trop grand rapprochement de deux individus.

(*e*) *Cris de détresse.* — Des cris de détresse, très semblables à ceux des autres Lémuriens, ont été entendus lors de la capture des *Lepilemur leucopus* en vue de leur marquage.

Nous n'en avons cependant jamais entendu lors de la capture des autres espèces.

B - *Signaux olfactifs.* — Les *Lepilemur*, malgré leur posture verticale et leurs déplacements le plus souvent par sauts, flairent très fréquemment les branches où ils se déplacent. Nous avons aussi souvent vu des *Lepilemur edwardsi* déposer quelques gouttes d'urine sur les branches, mais jamais nous n'avons remarqué de comportement de « marquage » plus développé.

Il existe cependant certainement un « marquage » par la région génito-anale mais il doit être très discret et accompagner le dépôt d'urine. La partie postérieure du scrotum est, chez toutes les formes de *Lepilemur*, dépourvue de fourrure et a une structure glandulaire assez nette, alors que le reste du scrotum et la peau génito-anale sont couverts de poils.

Chez *Lepilemur leucopus*, Charles Dominique et Hladik (1971) ont aussi observé un « marquage » par l'urine fait par un mâle adulte alors qu'il surveillait ses voisins dans un territoire limitrophe. L'animal abaissait l'arrière de son corps et déposait quelques gouttes d'urine sur le support, la queue étant légèrement relevée dans sa partie proximale. Après ce « marquage », l'animal fut observé en train de déféquer et la grande quantité de fèces anciennes recueillies sous la branche où il se trouvait laissait supposer qu'il « marquait » souvent cet endroit.

C - *Signaux visuels.* — Une certaine signalisation visuelle existe aussi chez les *Lepilemur*, bien que ces animaux soient nocturnes. Lorsqu'ils observent un phénomène qui les trouble (bruit ou mouvement), les *Lepilemur* ont l'habitude de remuer latéralement la tête, soit en la secouant comme pour signifier une négation, soit en oscillant latéralement le cou en gardant fixe l'axe des yeux. Ces mouvements ont été souvent observés dans la nature et en captivité. Ils ont peut-être aussi pour rôle d'assurer une meilleure vision à travers le feuillage. Les *Lepilemur* signalent aussi, par une posture spéciale, leurs intentions défensives ou agressives. Lorsqu'un

Source : MNHN, Paris

congénère inconnu approche ou lorsqu'on tente de le capturer, un *Lepilemur* ouvre la bouche, prêt à mordre ou simuler une attaque. Certaines formes, comme les *Lepilemur* du Nord, nous ont paru particulièrement agressives et rapides, et il était très difficile d'approcher la main de leur nichoir sans risquer une morsure tant leurs mouvements étaient rapides.

Une posture caractéristique fait intervenir l'ensemble du corps : l'animal, le corps dressé, fait face et, tenant d'une main le support, tend l'autre bras latéralement ou au-dessus de sa tête pour mordre en giflant celui qui s'approche, d'un brusque mouvement du bras et du corps. Parfois, lorsqu'il est acculé, un *Lepilemur* peut aussi dresser les deux bras au-dessus de sa tête et se défendre ainsi très activement par des gifles qu'il peut administrer en même temps que des morsures.

C'est cette attitude qu'un *Lepilemur* peut adopter pour intimider un voisin en bordure de son territoire. Charles Dominique et Hladik (1971) signalent aussi un autre type de démonstration agressive chez un mâle *L. leucopus* en bordure de son territoire : l'animal sautait brutalement sur une branche voisine ou bien esquissait des bonds, sans lâcher le support. Nous avons aussi observés souvent ce comportement chez *Lepilemur ruficaudatus* (Rapport A.T.P. 1977).

7) Vie sociale.

Structure sociale, densité, territoires. — L'étude des *Lepilemur* dans la forêt, comme celle de la plupart des animaux nocturnes, est très difficile, l'obscurité et la densité de la végétation s'opposant à des observations prolongées.

Nos observations dans l'Est et surtout dans l'Ouest (Petter 1962) nous ont permis, par recoupements, de recueillir un certain nombre d'informations, surtout sur *Lepilemur edwardsi*, de l'Ankarafantsika, mais les renseignements les plus précis ont été apportés par les observations de Charles Dominique et Hladik (1972) sur *Lepilemur leucopus* du Sud. Dans le bush à *Didiereaceae* où vivent ces animaux, le feuillage est principalement localisé sur la hampe des *Alluaudia*, ce qui permet une très bonne visibilité. Dans cette formation, en outre, les arbres dépassent rarement 10 m et, à la fin de l'hiver, les nouvelles feuilles n'ayant pas encore repoussé, la visibilité était presque totale pendant les nuits claires.

Lepilemur edwardsi

Dans la forêt de l'Ankarafantsika, les observations ont été réalisées près du lac Ampijoroa (en lisière de la Réserve naturelle intégrale) durant des nuits entières ou par périodes limitées à différentes heures de la nuit en janvier et février.

Elles étaient faites par deux observateurs (avec A. Petter-Rousseaux) munis de lampes électriques (utilisées le plus rarement possible pour ne pas gêner les animaux) et à l'aide d'une lunette à infra-rouges. Dans tous les cas où les animaux ne pouvaient être vus, tous les cris ou bruits de sauts étaient notés et localisés exactement. Par recoupements, il était possible de reconnaître ensuite, avec une précision assez grande, de quels animaux il s'agissait. Le cri spécial des mères appelant leur jeune a permis de reconnaître ces derniers. C'est souvent seulement l'émission de deux cris simultanés qui permettait de découvrir la présence de deux animaux à faible distance l'un de l'autre, alors qu'il y avait tout lieu de croire, en entendant des cris successifs, qu'il n'y en avait qu'un seul. Toutes ces observations ne furent possibles que grâce à la faible amplitude des déplacements des animaux.

Source : MNHN, Paris

Dans l'Ankarafantsika les *Lepilemur edwardsi* nous ont semblé être des animaux peu sociaux. Des bûcherons nous ont signalé que pendant la journée on trouvait parfois trois ou même quatre individus dans le même trou d'arbre. Nous n'en avons nous-même jamais vu plus de deux ensemble et il s'agissait alors d'une mère avec un jeune.

En captivité, à Tananarive, nous avons remarqué que les animaux cherchaient à s'assembler en groupes compacts pendant la journée dans les nichoirs que nous leur donnions, en se tassant au maximum dans le minimum de place; c'était là probablement plus un « effet de masse » pour éviter les déperditions de chaleur, qu'un groupement social.

Pendant la nuit dans la nature les *Lepilemur edwardsi* nous ont paru posséder chacun une sorte de « territoire » dans lequel ils se déplaçaient et dont ils défendaient plus ou moins l'accès aux autres.

En effet, si les animaux vivaient isolément, ils formaient cependant des petits « noyaux » de peuplement dont les individus ne semblaient jamais être loin les uns des autres. C'est ce qui paraît ressortir de l'observation des populations correspondant à deux régions que nous avons étudiées plus en détail dans l'Ankarafantsika, l'une en bordure du lac Ampijoroa, l'autre à peu de distance de ce lac. Elles avaient une végétation dense identique.

Sur les rives du lac Ampijoroa dans la zone aménagée où nous avons pu étudier les *Propithecus verreauxi* (voir p. 382) nous avons aussi observé en janvier plusieurs *Lepilemur* entre la limite Sud-Ouest de la zone et le chemin *a* (voir fig. 166). Nous n'en avons pas trouvé dans les alentours, au moins jusqu'au chemin *e*. D'autres, dont nous n'avons fait qu'entendre les cris, vivaient peu après ce chemin en bordure du lac. Nous n'en avons pas repéré d'autres, même à ce niveau, à proximité du chemin de crête (au Nord de la zone).

La zone située au Sud-Ouest du chemin *a*, correspond à une partie du territoire d'un groupe de six Propithèques que nous avons étudié en détail. Nous avons pu y observer au moins neuf *Lepilemur*. Trois, dont une mère avec un jeune, passaient la journée dans deux trous situés à environ 2 m de distance et à une dizaine de mètres de haut, dans un grand arbre surplombant le lac. Une autre mère avec un jeune vivaient dans un trou, près du sommet d'un autre grand arbre surplombant la rive 20 m plus à l'Est. Un autre occupait un grand arbre à environ 50 m au Nord-Est. Une mère et son jeune rentraient dans un vaste trou situé à plus de 10 m de haut dans un arbre situé à environ 60 m au Nord-Est du précédent. Un autre, au moins, habitait dans un arbre situé près de l'extrémité Sud du chemin *a*, non loin du lac.

En reportant les observations sur une carte, il a été possible de mettre en évidence dans cette région six petites zones de peuplement différentes, dont trois au moins étaient occupées par une femelle et son jeune.

D'après cette série d'observations, il existait un individu isolé dans une zone située à proximité de chaque femelle avec jeune.

A cette époque, il est probable que toutes les femelles adultes avaient des jeunes avec elles (toutes les femelles adultes que nous avons pu voir, venant, à différents moments de l'année, de régions variées de Madagascar, étaient fécondées ou en

Source : MNHN, Paris

compagnie de jeunes) et les individus isolés étaient probablement des mâles. La série d'observations que nous avons recueillies ne peut constituer une certitude, mais il est très probable que pendant la nuit les mâles venaient de temps en temps auprès de femelles dont le domaine vital était voisin.

Cette portion de forêt comprenait donc probablement trois familles voisines se composant chacune d'un mâle, d'une femelle et d'un jeune. Nous n'avons aucune information sur la stabilité de ces familles et la fidélité des couples.

Des observations comparables, bien que moins précises, ont pu aussi être faites dans une autre partie de la forêt de l'Ankarafantsika, à environ un kilomètre au Sud-Est du lac.

En outre, un autre groupe a aussi été observé dans une région différente. Il avait été repéré par ses cris dans une petite partie de forêt située loin du lac, et d'environ 2 000 m² de superficie, ne se différenciant en rien du reste de la forêt environnante. Aucun autre *Lepilemur* ne se trouvait au voisinage de ce groupe. Les mêmes procédés de repérage et d'observation ont été employés que pour les études précédentes et nous ont fourni des résultats assez voisins. Nous avons ainsi pu déterminer qu'il existait en cet endroit au moins six animaux, que leurs déplacements étaient très faibles et qu'ils étaient rarement ensemble.

Lepilemur dorsalis

Des observations, réalisées en limite de la Réserve de Lokobe à Nosy Be, nous ont montré chez cette espèce une structure très comparable à celle de l'espèce précédente. Dans la nature, les animaux ne fréquentaient pas les trous d'arbre pendant la journée et nous ont toujours paru être isolés ou en compagnie d'un jeune. En captivité, à part le cas d'une femelle avec son jeune, nous n'avons jamais observé deux adultes se serrant l'un contre l'autre pendant la journée.

Comme pour l'espèce précédente, nous avons pu remarquer des petits noyaux de populations, mais les observations moins poussées à cause des difficultés dues au climat et à la densité de la végétation ne nous ont pas permis de préciser la taille de ces zones.

Lepilemur leucopus

Les études de Charles Dominique et Hladik (1971) ont été réalisées en septembre-octobre, dans une zone très favorable du Sud de Madagascar. Il s'agissait d'une parcelle de forêt protégée intégralement depuis longtemps contre les braconniers et les troupeaux de bœufs (parcelle de la réserve privée de M. de Heaulme près de Berenty). Cette zone a paru bien représentative du bush à *Didiereaceae* car les comptages de populations y ont donné des résultats identiques à ceux obtenus dans une autre région isolée située plus loin des exploitations forestières.

Pour obtenir une mesure des densités de populations, les animaux ont été comptés sur des surfaces mesurées. Ils ont été repérés la nuit par la réflexion de leurs yeux en parcourant des layons. Le rayon lumineux d'une lampe pénétrant plus ou moins bien dans la végétation selon sa densité, les chances de repérage d'un animal décroissent avec son éloignement et des diagrammes correctifs ont permis de compenser les erreurs dues à la distance.

Les comptages ont été faits en début de nuit, période où les animaux sont le plus actifs et des évaluations différentes ont été obtenues dans les zones prospectées.

Source : MNHN, Paris

— Berenty = zone d'étude expérimentale : 13 animaux sur 3,7 ha = 350 au km²
— Berenty = résultat global sur 21 ha ..... 450 au km²
— Berenty = partie dense en bordure du fleuve..... 810 au km²
— Berenty = zone plus sèche..... 270 au km²
— 10 km au Nord de Bebarimo..... 200 au km²
— Réserve naturelle intégrale n° 11..... 220 au km²

Pour étudier avec précision les relations des animaux, un aménagement d'une bande forestière a permis de localiser facilement les animaux observés : un quadrillage de ficelles espacées de 50 m et munies de repères numérotés tous les 10 m, a été installé. La marche était relativement facile dans le sous-bois et les ficelles tendues à 1,50 m du sol étaient visibles pendant la nuit.

Dans un premier temps, tous les animaux (sauf un, facilement reconnaissable) qui vivaient sur la parcelle (13 individus) ont été capturés puis marqués aux oreilles par de petites encoches, et à la queue en épilant certaines zones selon des combinaisons variées.

Après pesées et observations, les animaux ont été ensuite relâchés. Les marques faites à la queue étaient bien visibles même de loin avec l'aide d'une lampe et de jumelles.

Le système de captures (surtout réalisées de jour avec des perches munies de collets) et le marquage ne perturbèrent pas trop les animaux, car après trois nuits d'observation ils étaient complètement habitués à la présence des observateurs et se laissaient approcher à quelques mètres.

En dehors de brefs moments pendant lesquels ils s'alimentaient, les animaux pouvaient rester immobiles sur la même branche pendant plus d'une heure. Cette faible activité est normale et semble caractériser l'ensemble du genre. Un autre phénomène peut intervenir en outre : devant un danger, un *Lepilemur* a souvent tendance à s'immobiliser et c'est ce qu'il fait parfois pendant de longues périodes, à la suite de l'approche d'un observateur auquel il n'a pas été préalablement habitué. Malgré cette grande discrétion, des comportements sociaux et territoriaux bien nets ont pu être observés.

Comme nous l'avons vu plus haut, des manifestations sonores bruyantes accompagnent l'activité des *Lepilemur* et le cri le plus typique semble toujours émis lors de la rencontre de deux animaux qui se font face. Sur la parcelle d'étude, il s'agissait le plus souvent de deux mâles adultes qui se faisaient face, de part et d'autres de zone limites bien localisées. Plus rarement des femelles adultes s'affrontaient le long de ces limites.

Les *Lepilemur*, surtout les mâles, se surveillent mutuellement le long de certaines limites, en échangeant leurs vocalises ou en restant immobiles sur des perchoirs bien placés. Si l'un se déplace le long d'une de ces limites, l'autre suit au même niveau. Cette surveillance s'accompagne de cris et parfois de manifestations agressives comme celles que nous avons décrites à propos des signaux visuels, en secouant une branche ou en faisant un bond brutal dans la direction du voisin.

Les démonstrations agressives à caractère territorial peuvent être suivies de batailles. Comme pour les autres espèces, la plupart des mâles et des femelles adultes de *L. leucopus* ont des marques de combat aux oreilles et à la queue.

Le marquage par l'urine de certaines zones du domaine vital a été décrit plus haut et représente aussi un comportement territorial.

Source : MNHN, Paris

Pour déterminer les limites territoriales, les observations ont été reportées sur une carte. La présence de chaque individu identifié était notée aux différents endroits qu'il fréquentait durant la nuit, et il fut ainsi possible de tracer une carte des territoires. Un mâle et ses deux femelles ont été suivis plus en détail et la surface de leur territoire évaluée avec précision.

D'une façon générale, selon CHARLES DOMINIQUE et HLADIK, on peut considérer que :

— 1 adulte mâle occupe au maximum ..... 0,46 ha, au minimum 0,2 ha;
— 1 femelle adulte ..... 0,32 ha..... 0,15 ha;
— 1 femelle juv. (en septembre) ..... 0,2 ha..... 0,18 ha.

Chaque femelle adulte occupe un territoire défendu contre les autres femelles et souvent partagé avec une autre femelle immature. Dans la population étudiée, trois femelles adultes sur quatre étaient accompagnées d'une femelle immature. Un seul mâle immature fut repéré dans une autre population proche; il occupait seul un petit territoire.

Au mois de septembre, deux femelles immatures avaient un territoire dont seule une partie recouvrait le territoire d'une femelle adulte. Femelle adulte et immatures avaient encore des contacts sociaux (mais moins semble-t-il, que dans le cas des *Lepilemur* observés en janvier dans l'Ankarafantsika).

Il semble qu'une femelle adulte garde une certaine tolérance pendant assez longtemps vis-à-vis de ses enfants.

La situation territoriale des mâles semble plus complexe. Leur territoire semble se superposer à ceux de plusieurs femelles. Le plus gros avait un territoire couvrant celui de cinq femelles. Ils manifestent un comportement territorial très net vis-à-vis des autres mâles, mais aucun vis-à-vis des femelles. A la suite de la capture d'un mâle, les autres pénétrèrent dans son ancien domaine alors que les femelles restaient chez elles.

Chez les *Lepilemur leucopus* comme chez les *Lepilemur rufescens* on distingue des sortes de « noyaux » de population. Ils sont parfois confluents, parfois éloignés.

8) RELATIONS INTERINDIVIDUELLES. — Chez l'ensemble des *Lepilemur*, il existe des liaisons sociales assez étroites et durables entre la mère et le jeune. Les naissances s'échelonnent entre août et octobre. Au début, le jeune reste sur le ventre de sa mère lorsqu'elle est immobile. Chez *L. leucopus* et *L. dorsalis* qui ne s'abritent jamais dans des trous d'arbres, la mère le laisse accroché à une branche lorsqu'elle se déplace pour manger. Il reste alors immobile, attendant sa mère. Un jeune *L. dorsalis* fut ainsi observé le 1er novembre vers 23 h, agrippé à un petit tronc à environ 8 m de haut, dans la réserve de Lokobe. L'ébranlement de l'arbre attira la mère qui était à quelques mètres de là et s'approcha d'un saut brusque, à moins de 3 m de nous et resta immobile à environ 1 m du jeune pendant plus d'une demi-heure. Ce jeune fut revu au même endroit 2 jours plus tard vers 20 h. Il était encore seul. Comme nous avons pu le constater sur des animaux captifs, la mère déplace son jeune en le tenant dans sa gueule.

Nous n'avons jamais observé de petit aussi jeune pour l'espèce *L. edwardsi* de l'Ankarafantsika. Il est possible, pour cette espèce, qu'à cet âge il reste dans le trou d'arbre qui sert de nid à la mère. Les plus jeunes que nous ayons observés en janvier, avaient environ cinq mois. Ils étaient dans le même trou que la mère.

Source : MNHN, Paris

Fig. 136, *Lepilemur dorsalis*. — En haut, mère venant prendre son jeune. Pour le saisir elle s'aide de la main. — En bas, la mère tient son jeune dans la gueule pour le transporter.

Source : MNHN, Paris

Fig. 137, *Lepilemur dorsalis*. — En haut, mère au repos avec son jeune. — En bas, jeune âgé d'environ 10 jours.

Source : MNHN, Paris

Ils sortaient le soir en même temps qu'elle mais étaient moins actifs. Nous avons noté dans ces occasions, comme nous l'avons signalé plus haut, des cris spéciaux, sorte de gloussements de poules, émis par les mères appelant probablement leurs petits.

Chez *L. leucopus*, CHARLES DOMINIQUE et HLADIK (1972) ont aussi observé un comportement social entre femelles adultes et juvéniles. Les jeunes femelles avaient environ 10 mois et dormaient généralement seules; pourtant, femelles adultes et femelles juvéniles se rejoignaient en début de nuit, se déplaçant et mangeant l'une à côté de l'autre.

En captivité nous avons pu observer la naissance d'un jeune *L. dorsalis* à Tananarive (PETTER 1962) et assister à son développement pendant près de deux mois et demi (fig. 136 et 137).

Le jeune commence à manger seul vers un mois et demi. A deux mois et demi il mange déjà tout ce que consomment les parents. Il restera avec sa mère pendant environ un an. Le jeune *Lepilemur* semble être adulte à environ un an et demi.

En dehors des rapports mère-enfant, il y a peu de contacts entre les *Lepilemur* dans la forêt. La plupart des adultes que nous avons observés étaient isolés et semblaient plutôt chercher à s'éviter qu'à se rencontrer.

Les observations plus poussées réalisées sur *L. leucopus* par CHARLES DOMINIQUE et HLADIK montrent cependant qu'il existe un certain comportement social entre mâles et femelles. En septembre, les femelles étaient en fin de gestation et les mâles en repos sexuel, mais, mâles et femelles avaient pourtant des territoires superposés et des rencontres ont plusieurs fois été observées. Ces contacts sont extrêmement discrets et peuvent passer inaperçus mais une expérience, réalisée en déplaçant un mâle, a permis de les mettre en évidence. Le territoire du mâle déplacé fut en effet le lendemain envahi par des mâles voisins qui visitèrent les femelles. D'abord reçus par celles-ci avec des cris agressifs et maintenus à distance, ils furent, le lendemain, aperçus près des femelles. Un mâle avait le nez sous la région génito-anale de l'une d'elles. Les incursions dans l'ancien territoire du mâle déporté ne dépassaient pas une heure ou deux, les mâles revenant ensuite dans leur territoire d'origine et s'installant en des points de surveillance.

Il existe donc un comportement de cour indépendant de la période de reproduction et de l'état physiologique des animaux, et il semble qu'un mâle accepté par une femelle établisse son territoire en superposition avec le sien et en défende l'accès.

V. — COMPÉTITION ET PRÉDATION

Compétition. — Dans tous les endroits où ils vivent les *Lepilemur* partagent leur domaine vital avec d'autres espèces de Lémuriens, et il peut être intéressant de relier leur abondance plus ou moins grande à celle de certaines de ces espèces. Il est notamment intéressant de remarquer que dans certaines zones de la forêt au Nord de Morondava, leur nombre nous a semblé relativement faible, tandis que

Source : MNHN, Paris

celui des *Phaner furcifer* était au contraire important. Dans l'Ankarafantsika, les *Lepilemur* sont très abondants et il n'y a pas de *Phaner*. La concurrence, si elle existe entre ces deux espèces, doit se faire au niveau de la possession des trous d'arbres. Les *Lepilemur* peuvent en outre être en compétition alimentaire avec les Propithèques et les Avahis. Dans le Sud, les Propithèques consomment, pendant la journée, les feuilles de *Didiereaceae*, comme le font les *Lepilemur* la nuit.

Selon les bûcherons, les *Lemur* seraient souvent agressifs vis-à-vis des *Lepilemur*. Une curieuse méthode pour capturer les *Lemur* consiste d'ailleurs à les attirer pour qu'ils se prennent dans des lacets, grâce à des intestins de *Lepilemur*.

Les *Lepilemur* ont une taille qui les rend vulnérables à la prédation, de la part de certains Oiseaux de proie comme *Gymnogenys radiata* et de Carnivores, comme *Galidia*, *Galidictis* et surtout *Cryptoprocta* qui sait, selon les bûcherons, très bien les extraire de leur trou quand il n'est pas trop profond ou les attendre le soir à leur sortie. Dans certaines régions, comme l'Ankarafantsika, ils sont assez peu agressifs, ce qui est peut-être le signe d'une moindre prédation, ou au contraire d'une prédation plus efficace leur évitant d'apprendre à réagir. Il existe en effet dans cette forêt un grand nombre de *Cryptoprocta*. Dans le Nord, les animaux nous ont paru, au contraire, particulièrement vifs et agressifs. Si on les dérange en plein jour, ils rentrent le plus profondément possible dans leur trou, mais si l'on insiste, ils peuvent, après plusieurs hésitations, essayer de sortir puis rentrer à nouveau. Ils peuvent aussi sauter vers un autre arbre.

Les *L. dorsalis* de la réserve naturelle intégrale de Lokobe, à Nosy Be, sont peu farouches et se laissent assez facilement prendre si on les trouve dans un buisson. Le fait qu'ils ne cherchent pas l'abri d'un nichoir est peut-être en partie en relation avec une moindre prédation dans cette petite île où les *Cryptoprocta* ne semblent pas exister.

Dans le Sud, selon Charles Dominique et Hladik (1972), les *L. leucopus* sont très vigilants. Les passages d'Oiseaux de forte taille provoquent une réaction vive : agitation de la tête ou même, occasionnellement, brusque plongeon au fond d'une cavité servant d'abri. Ces *Lepilemur*, dont la taille est la plus faible du genre, semblent toujours prêts à échapper à tout danger venu du haut (en plongeant dans un trou), mais aussi à ceux venus du bas, en escaladant les branches et en fuyant par des séries de bonds.

On ne connaît presque rien du rôle de la prédation dans le Sud, mais il est possible que certains Oiseaux comme *Accipiter henstii*, *Gymnogenys radiata*, *Corvus albus*... ainsi que des Mammifères comme *Cryptoprocta ferox*, *Galidictis* ainsi que le *Boidae* du genre *Sanzinia*, représentent des prédateurs dangereux pour cette espèce.

Dans beaucoup d'endroits, le plus dangereux prédateur est cependant l'homme. Les *Lepilemur* peuvent être capturés facilement dans leur nid à la main, en coupant l'arbre où se trouve leur abri, ou avec une fine baguette dont l'extrémité fendue en quatre s'emmêle dans les poils de l'animal réfugié au fond de son trou lorsqu'on lui communique un mouvement de rotation suivant son axe. Il n'y a plus qu'à pêcher l'animal qui se trouve accroché par les poils. Nous avons vu de nombreuses fois aussi des *Lepilemur* embrochés sur des perches que des bûcherons emportaient pour leur repas.

Source : MNHN, Paris

FAMILLE DES INDRIIDAE

Caractères généraux. — La famille des *Indriidae*, très homogène, rassemble trois types d'animaux différents, groupés en trois genres : *Avahi*, *Propithecus* et *Indri*. C'est chez les *Indriidae* que l'on trouve les plus grands et les plus beaux des Lémuriens.

Tous se déplacent par sauts d'une brusque détente de leurs longues pattes postérieures et semblent rebondir de tronc en tronc en gardant, comme les Lépilémurs, le corps en position verticale. Tous, sauf *Indri* qui en est dépourvu, possèdent une queue longue et peu musclée.

L'étude cytogénétique des animaux met en évidence l'existence de nombres chromosomiques et de nombres fondamentaux élevés. D'autre part, dans le caryotype des trois genres, il y a un grand nombre de petits chromosomes médiocentriques que l'on ne trouve pas dans les caryotypes des autres familles de Lémuriens malgaches, ce qui marque une certaine spécifité. La comparaison des formules chromosomiques des animaux des trois genres montre une stratification évolutive des caryotypes selon laquelle la formule la plus primitive appartient à *Avahi laniger* et la plus évoluée à *Indri*. Les *Propithecus* situés entre ces deux extrêmes ont des formules plus proches de celle d'*Indri* que d'*Avahi*, surtout en ce qui concerne le *P. diadema* à formule plus évoluée que *P. verreauxi*.

Les tailles des animaux peuvent se ranger dans le même ordre et l'étude de leur crâne montre des caractères dont on peut aussi suivre une différenciation progressive.

Avahi possède des orbites très larges et un sinus mastoïde très développé; les deux autres genres ont des orbites de taille plus réduite et leurs crânes se différencient à peu près uniquement par une modification de l'allongement de la face chez *Indri* (Hill 1953).

La forme de la mâchoire inférieure des *Indriidae* est très différente de celle des *Lemur*, surtout par la profondeur de sa branche horizontale, l'importance de son apophyse angulaire, l'orientation de la symphyse et la forme du condyle. Comme le fait remarquer Tattersall (1974), la zone d'insertion de la partie antérieure du muscle digastrique est très large et augmente d'*Avahi* à *Propithecus* et à *Indri*.

Les *Indriidae*, comme *Daubentonia*, se différencient des autres Lémuriens par la disposition des os du plancher de l'orbite (le frontal arrive au contact du maxillaire, le palatin n'arrivant pas jusqu'au lacrymal) mais se rapprochent des *Lemuridae* par la disposition de la circulation carotidienne.

Les caractères dentaires séparent plus nettement les *Indriidae* des autres formes de Prosimiens. Ils n'ont en effet que 4 dents au lieu de 6 au peigne dentaire de la mâchoire inférieure (4 incisives ou 2 incisives et 2 canines) et seulement 2 prémolaires supérieures : chez *Avahi* et *Propithecus*, P_3 est plus longue que P_4; ces 2 prémolaires sont sub-égales chez *Indri*.

Source : MNHN, Paris

Les *Indriidae* sont aussi uniques parmi les Prosimiens à posséder 4 prémolaires inférieures de lait (SCHWARTZ 1974). Beaucoup d'autres petits détails dentaires les séparent en outre des autres Lémuriens (HILL 1953).

Les *Indriidae* sont en outre les seuls à développer dans les 2 mâchoires leurs prémolaires définitives postérieures avant les antérieures (TATTERSALL et SCHWARTZ 1974).

Les *Indriidae* ont des membres postérieurs allongés mais ne présentant pas de développement spécial du tarse. Les membres antérieurs sont réduits et la main, assez déformée, a un pouce réduit.

Les coussinets palmaires et plantaires sont caractéristiques de cette famille. On retrouve la même stratification évolutive que pour les caryotypes. L'évolution se faisant par une fusion progressive des coussinets, *Avahi laniger* présente des paumes et des soles avec les coussinets les plus isolés, tandis qu'*Indri indri* a les coussinets les plus fusionnés.

9. — Genre **AVAHI** Jourdan

Avahi Jourdan, 1834, *l'Institut*, 2 (62), p. 231.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX. — Le genre *Avahi* n'est représenté que par une espèce : *Avahi laniger* (Gmelin), elle-même comprenant deux sous-espèces : c'est le plus petit des *Indriidae*.

Rarement très abondants et toujours très discrets, ces animaux vivent par petits groupes de deux ou trois. Dans l'Ouest ou dans certaines zones de la forêt côtière de l'Est, ils peuvent atteindre des peuplements relativement importants.

Ils ont un pelage dense, d'aspect laineux. Les poils ont tendance à former des boucles courtes sur le dos et les cuisses

Leur morpho-anatomie, leurs postures et leur locomotion rappellent celles des *Propithecus* et des *Indri*. Ils en diffèrent surtout par leur petite taille et leurs habitudes strictement nocturnes.

Les noms génériques *Lichanotus* Illiger 1811 et *Lichanotes* Temminck 1827, encore parfois utilisés par certains auteurs, sont synonymes du genre *Indri*. Le nom de genre *Microrhynchus*, proposé par JOURDAN, également en 1834, avait déjà été utilisé par DEJEAN en 1821 chez les Coléoptères.

D'autres noms de genre ont, en outre, été proposés : *Avahis* Gervais 1835; *Habrocebus* Wagner, 1839; *Semnocebus* Lesson 1840; *Iropocus* Gloger 1841.

I. — SYSTÉMATIQUE

1) GÉNÉRALITÉS. — *Avahi* fut observé pour la première fois par SONNERAT, qui l'appelait le « maquis à bourre ».

Source : MNHN, Paris

Avahi laniger (Gmelin)

Lemur laniger Gmelin, 1788, Syst. nat., 13e édit., tome I, p. 44.

Noms malgaches : Fotsy fe (allusion à ses marques blanches, Ouest); avahi (imitation du cri, Est); ampongy (imitation du cri, Est).

Noms étrangers : Avahi, maki à bourre; Woolly Lemur; Avahi, Wollenmaki.

Deux sous-espèces :

Avahi laniger laniger (Gmelin) (fig. 138)

Synonymes : *brunneus* Link, 1795; *longicaudatus* E. Geoffroy, 1796; *avahi* van der Hoeven; *orientalis* Lorenz, 1898.

Fig. 138, *Avahi laniger laniger*.

Source : MNHN, Paris

Avahi laniger occidentalis Lorenz (fig. 139)

Avahis laniger occidentalis Lorenz, 1898, *Abh. Senckenb. Naturf. Ges.*, XXI, p. 452.

Fig. 139, *Avahi laniger occidentalis*. — Groupe familial.

2) Description. — Les deux sous-espèces d'*Avahi* sont très proches (tête et corps : 30 à 33 cm; queue : 39 cm; poids : 600 à 700 g). On distingue : *Avahi laniger laniger* (Gmelin 1788) de la forêt de l'Est, au pelage sombre et *Avahi laniger occidentalis* Lorenz 1898 de la forêt de l'Ouest, de taille légèrement inférieure et au pelage clair. La couleur générale est roux foncé pour la forme de l'Est et gris roussâtre pour la forme de l'Ouest. Une tache roux clair marque la base du dos. Les parties internes des cuisses sont claires. Les sourcils sont plus ou moins clairs; ils sont blancs chez la forme de l'Ouest d'où l'origine du nom malgache. La queue est rousse. A part ces nuances du pelage, les deux formes ne présentant que très peu de différence, nous les envisagerons ensemble dans la suite de cette étude.

Source : MNHN, Paris

3) Cytogénétique. — Le caryotype du genre *Avahi* est caractérisé par le nombre de chromosomes acrocentriques le plus élevé de la famille, le nombre diploïde 2N = 66. Les autosomes comprennent deux paires de chromosomes médians et 30 paires de chromosomes acrocentriques de taille régulièrement décroissante. Le chromosome X est médiocentrique, le Y est acrocentrique et de très petite taille.

II. — Conditions d'observation et élevage en captivité

Les *Avahi laniger* sont des animaux nocturnes et très discrets. Il est rare de les voir de jour car ils sont en général endormis, bien cachés au milieu du feuillage.

Il est cependant facile de les observer la nuit en se servant du faisceau d'une lampe électrique car, le « tapetum lucidum » de leur œil reflète bien la lumière. Leur taille est voisine de celle des *Lepilemur* mais la barre blanche, bien visible sur leur cuisse, les fait reconnaître assez facilement.

Ils ne cherchent pas à fuir si on ne les approche pas de trop près et peuvent rester immobile pendant très longtemps à observer de loin l'observateur.

Ce sont des animaux très difficiles à conserver en captivité.

III. — Distribution géographique (carte 10)

Avahi laniger laniger a été observé dans tout l'Est de Madagascar. Il existe à tous les niveaux de la forêt, mais est nettement plus abondant dans la forêt côtière.

La répartition d'*Avahi laniger occidentalis* est beaucoup plus limitée. Cette forme ne semble exister que dans le Nord-Ouest de l'île. Elle est assez abondante dans la forêt de l'Ankarafantsika. La zone de répartition de l'espèce et les localités où elle a pu être observée sont figurées sur la carte. Partout les *Avahi* coexistent avec des *Lepilemur*, mais l'inverse n'est pas toujours vrai.

IV. — Caractères anatomiques

Les caractères anatomiques des *Avahi* sont très voisins de ceux des autres *Indriidae* dont ils se différencient essentiellement par une plus faible taille, un crâne plus conique en avant et plus globuleux à la base.

La mandibule inférieure a une forme caractéristique, avec une branche horizontale étroite et pointue et une partie verticale très développée (fig. 140).

Les incisives supérieures sont minuscules, la paire centrale étant séparée par un large diastème.

Les incisives inférieures sont très proclives, fines et allongées.

Source : MNHN, Paris

Carte 10, répartition d'*Avahi laniger*.

Source : MNHN, Paris

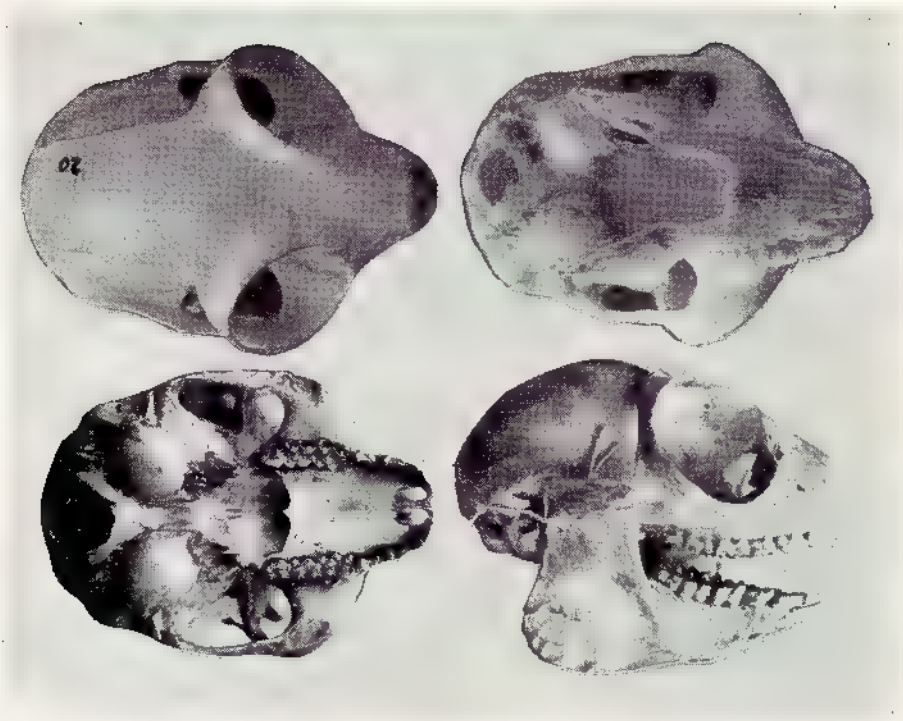


Fig. 140, crâne d'*Avahi laniger*, grandeur nature.

V. — Caractères éthoécologiques

1) Posture, locomotion, manipulation. — Les postures, la locomotion et l'usage des mains sont très comparables chez les *Propithecus* et les *Avahi*. Ces derniers ne semblent s'en différencier que par la taille et leur poids plus faible, qui leur permettent naturellement de progresser sur des supports plus fragiles.

2) Rythme d'activité. — Les *Avahi laniger* sont strictement nocturnes. Ce sont des animaux craintifs, souvent très difficiles à observer de près la nuit car ils sont souvent chassés malgré leur petite taille. Ils fuient généralement quand on les approche et disparaissent rapidement en sautant. Ils ne commencent leur activité, comme les *Lepilemur*, qu'à la nuit tombée. Ils sortent alors à la recherche de leur nourriture comme les Propithèques, mais semblent, au cours de la nuit, bien moins actifs que ne le sont les Propithèques au cours de la journée.

Ils peuvent rester immobiles à regarder leur entourage pendant des heures. En général, les membres de la famille restent peu éloignés les uns des autres et il est rare de les observer isolés sauf parfois, au mois d'août. Cette période correspond au moment des naissances et il est possible que la femelle chasse le mâle pendant une courte période.

Source : MNHN, Paris

3) Abri. — Comme les autres *Indriidae* et malgré leur faible taille, les *Avahi* ne recherchent pas d'abri fixe. Au cours de la journée, il est possible d'en apercevoir de temps en temps un groupe de deux ou trois, endormis, serrés les uns contre les autres. Ils sont généralement installés dans la fourche d'une branche assez loin du tronc, au milieu des feuillages à quelques mètres de haut, parfois même dans les buissons assez peu élevés. Leur faible poids leur permet de rester sur les fines branches, alors que les *Propithecus* et les *Indri* sont toujours à découvert, assez près du tronc principal ou d'une grosse branche. Dans l'Est, on en rencontre parfois en fin de journée, plus en évidence, agrippés contre un tronc et se réchauffant au soleil.

4) Régime alimentaire. — Les deux formes d'*Avahi laniger*, vivant respectivement dans l'Ouest et dans l'Est, se nourrissent probablement d'une façon assez voisine. Aucune étude systématique ne permet encore de préciser le détail de leur régime.

Avahi laniger occidentalis que l'on trouve dans la réserve de l'Ankarafantsika doit, bien que nocturne, avoir à peu près le même genre de vie que *Propithecus verreauxi*, dont il a les possibilités de déplacement. Nous n'avons pu en observer en train de manger dans la nature, mais nous avons pu en conserver facilement en captivité, sur place, en leur fournissant des branches fraîches de divers arbres. Ils mangent notamment facilement les feuillages, les bourgeons et l'écorce des branches de Manguier.

En captivité, ils acceptent peu à peu du riz, des carottes, de la banane, du pain, de la salade, mais il faut cependant un ou deux jours pour les habituer à ces aliments nouveaux, ce qu'il est facile de faire en badigeonnant la nourriture de lait condensé qui, lui, est immédiatement accepté.

Cependant, que ce soit du fait du régime ou du fait des tensions nées de la captivité, il est très difficile de les conserver longtemps en vie.

5) Reproduction. — La période de l'accouplement et la durée de gestation de l'*Avahi laniger* sont encore inconnues. Le jeune, unique, naît en août-septembre. A la naissance, le petit *Avahi* est dans un état de développement comparable à celui du jeune Propithèque et le comportement réciproque de la mère et du jeune est très semblable dans les deux espèces. Il semble y avoir un jeune tous les ans.

6) Moyens d'intercommunication (fig. 141).

A - *Signaux sonores.* — *Avahi laniger* est un *Indriidae* très discret.

(*a*) *Cris de contact et de recherche du contact.* — Ces signaux sont essentiellement constitués par des appels du jeune, sortes de sifflements plaintifs, qui attirent l'attention de la mère. Le jeune, comme chez les autres *Indriidae*, reste accroché au pelage de sa mère d'abord transversalement sur le ventre, puis longitudinalement sur le dos.

(*b*) *Cris de liaisons sonores.* — Ces cris sont formés de sifflements modulés et prolongés, très aigus, que l'on entend assez souvent au cours de la nuit. Le sifflement d'un individu est généralement repris par un second, situé à une faible distance, ou même un 3e, et les cris se superposent en partie.

Source : MNHN, Paris

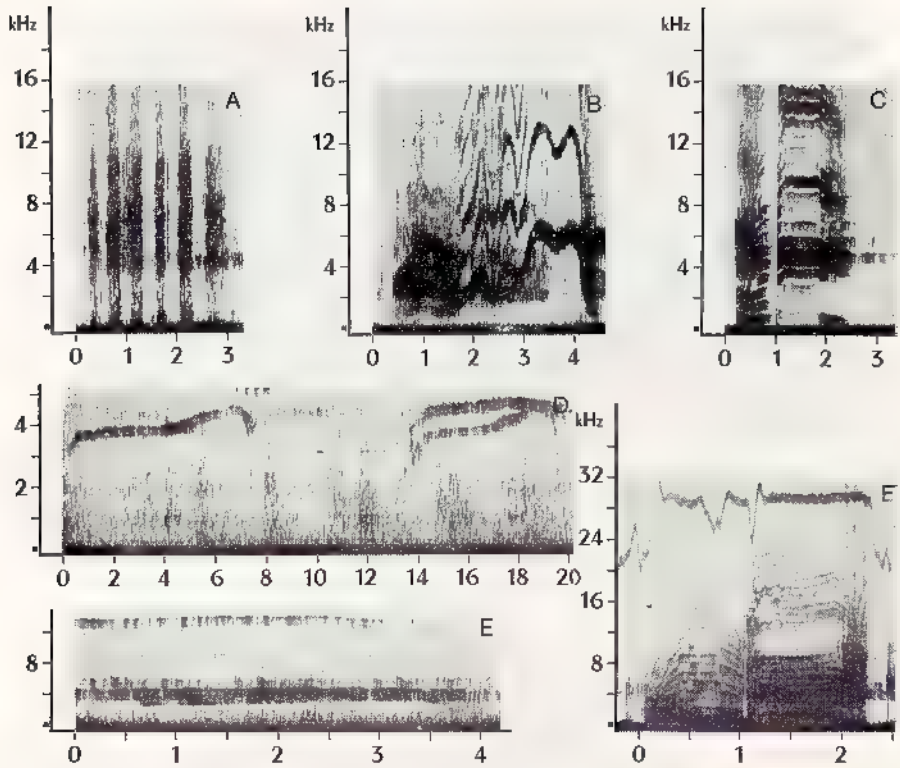


Fig. 141, *Avahi laniger*.

A : Série de grognements, rapprochés, émis par un adulte et ressemblant à un ronflement. Ils marquent le refus de contact agressif. Ces cris sont souvent précédés par des sortes de soufflements et émis par séries successives avant les cris aigus caractéristiques C et F (16 000 *Wide* V. n.).

B : Parfois, quand on capture les animaux, des ronflements puissants sont suivis de cris très aigus et modulés que l'on peut interpétrer comme des signaux de détresse (16 000 *Wide* V. n.).

C et F : Cris aigus et de très forte intensité émis après des sortes de ronflements ou de grognements et imités par le nom de l'animal « Vao-Haï » (16 000 *Wide* V. n. et 16 000 *Wide* V/2).

D : Cri en forme de plainte et de faible intensité, à signification probablement territoriale. Il paraît très aigu à l'oreille et est modulé en fréquence et en intensité (D : cri unique suivi de deux cris simultanés en fréquence légèrement différente : 4 000 *Wide* V/2).

E : Portion de cris en duo identiques à ceux de D (16 000 *Wide* V/2).

Ces cris peuvent être interprétés provisoirement comme un signal territorial. C'est peut-être l'équivalent, avec une fréquence plus élevée, des longues plaintes des *Indri*.

(c) *Cris d'alarme.*

— *Alerte légère.* — Lorsqu'un *Avahi laniger* est dérangé, il peut émettre de petits grognements discrets, puis une sorte de faible ronflement, qui peut se transformer en roucoulement.

Source : MNHN, Paris

— *Alerte forte.* — Si l'excitation augmente, ce cri peut passer avec tous les intermédiaires à un cri tremblé dont le ton monte très rapidement pour se terminer par une puissante note aiguë. Ce cri est imité par des noms malgaches : « Ava Hy » ou « Ampongy », donnés à cet animal.

Un *Avahi* dérangé durant la nuit dans la forêt s'immobilise, puis ronfle et roucoule avant de fuir de tronc en tronc. Parfois sa présence se signale uniquement par un cri aigu soudain, auquel répond peu après un autre individu un peu plus loin dans le feuillage. On peut interpréter ce cri puissant comme une alarme, mais il sert aussi de cri de ralliement permettant aux animaux de rester en liaison sonore et de se retrouver même s'ils sont séparés par la végétation à plus de 50 m de distance. Il se peut qu'il corresponde au « coup de klaxon » émis par les Indris lorsqu'ils sont dispersés à la suite d'une alerte.

(*d*) *Cris de refus de contact.* — Lorsque l'on cherche à saisir un *Avahi*, il émet généralement des grognements de colère, en cherchant à mordre. Si l'excitation est plus forte, lorsqu'on saisit l'animal, le cri se transforme en un ronflement sonore qui devient aigu et qui est en fait un intermédiaire entre le ronflement et le cri d'alarme typique.

B - *Signaux olfactifs.* — Nous avons observé chez des animaux captifs l'existence de glandes cutanées paires situées au niveau de l'angle du maxillaire inférieur (fig. 142 et 143) (Bourlière, Petter et Petter-Rousseaux 1956).

Fig. 142, *Avahi laniger.* — Position des glandes sous angulo-maxillaires.

Ces glandes très visibles dans les deux sexes, tranchent par leur couleur sur le pelage gris. Elles sont blanches uniformes chez la femelle, brun-roux chez le mâle, passant progressivement au brun foncé au centre de la tache avec un mince liséré blanchâtre à la périphérie. Les poils qui les recouvrent présentent une disposition caractéristique : leurs extrémités convergent en effet plus ou moins vers le centre de la tache et forment ainsi une sorte de cône très aplati mais faisant légèrement saillie par rapport au reste de la fourrure.

Source : MNHN, Paris

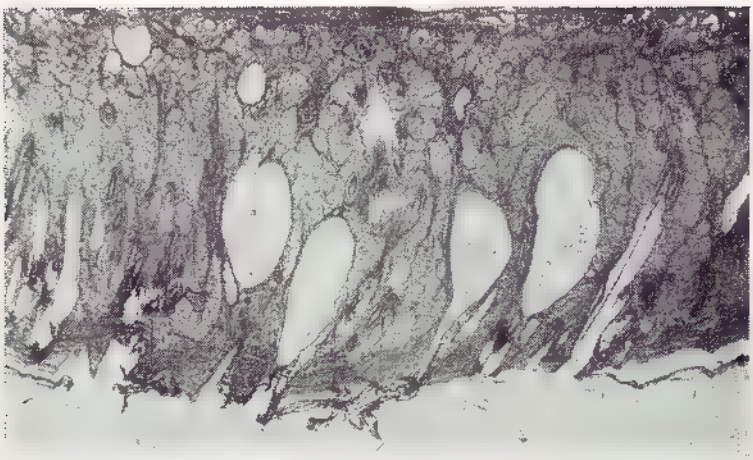


Fig. 143, microphotographie de la glande de marquage du cou de *Avahi laniger*. Les glandes sébacées forment une couche superficielle et s'ouvrent dans des cavités très dilatées. Les glandes sudoripares, moins nombreuses, sont situées en profondeur et s'ouvrent à l'extérieur par des canaux excréteurs indépendants de ceux des glandes sudoripares.

Aucune sécrétion macroscopiquement décelable n'est visible sur le pelage à l'entour de la glande dans aucun des deux sexes. Chez le jeune qu'il nous a été possible d'examiner, aucune trace de la glande n'était perceptible.

Nous n'avons malheureusement jamais pu observer de comportement particulier relatif à cette glande sur nos animaux captifs ou dans la nature.

Nous avons aussi trouvé chez *Avahi laniger* une formation glandulaire au niveau de la peau de la partie postérieure du scrotum; nous n'avons cependant pas observé de comportement de marquage chez cet animal fragile et difficile à observer.

7) Vie sociale, domaine vital, densité. — Comme chez *Propithecus*, il semble que le groupe typique soit constitué par une famille de deux ou trois animaux (fig. 144). On trouve le plus généralement deux adultes et un jeune. Il est très rare d'observer 4 animaux et il est probable que le jeune est chassé du groupe à l'âge d'un an, au moment de la naissance d'un nouveau jeune (fig. 145). L'observation d'animaux isolés au mois d'août, alors qu'on les voit normalement toujours groupés, indique peut-être comment se fait cette séparation. Il y a peut-être à cette époque dissociation de la famille puis reconstitution après la naissance. Il serait intéressant de pouvoir le préciser par des études sur le terrain.

Nous n'avons pu faire que peu d'observations permettant de définir l'étendue du domaine vital chez ces animaux. Leur densité est très variable suivant les régions. Il est probable que dans certaines zones où ils sont peu abondants, ils ont beaucoup à souffrir de la prédation. Leur taille les y expose. On ne les rencontre d'ailleurs que rarement dans les zones de forêt ouverte. Il leur faut certainement la protection d'amas de lianes et de branchages touffus où les prédateurs ailés ne peuvent pénétrer qu'avec difficulté. On en trouve cependant des populations abondantes dans certaines zones relictes peu élevées, mais à végétation dense, de la forêt côtière

Source : MNHN, Paris

de l'Est. Là au moins, où leur densité est certainement près de leur densité limite, ils doivent, comme les Propithèques, manifester un comportement territorial que laisse supposer la présence de glandes de marquage développées. Il est même probable que dans certaines régions très favorables, leurs domaines vitaux sont très rapprochés. Les signaux auditifs très aigus émis par les animaux ne se prêtent d'ailleurs pas à une communication à grande distance.

Fig. 144, *Avahi laniger laniger*. — Groupe familial dérangé au cours de la nuit. La femelle, porte son jeune. On remarque la brillance du *tapetum lucidum* qui reflète la lumière du flash.

Une observation effectuée en novembre (Petter et Petter-Rousseaux 1964) pendant la nuit près de Mahambo (en bordure de la côte orientale) nous a permis de compter 33 *Avahi* sur 4 km de forêt en bordure de la route. Les animaux étaient généralement groupés par 2 ou 3. Leur concentration était d'ailleurs variable suivant l'état de la forêt dont certaines parties plusieurs fois exploitées étaient certainement trop dégradées pour faire vivre une population normale d'animaux.

Source : MNHN, Paris

Dans les zones où les populations étaient les plus denses, nous avons trouvé 7 groupes (soit 16 animaux) sur un km. La pénétration des lampes dans la forêt ne dépassait pas 20 m.

Fig. 145, jeune *Avahi laniger laniger*.

En tenant compte d'un possible effet de lisière, ces chiffres montrent cependant une densité assez considérable et il est probable que la superficie du « domaine vital » d'un groupe ne dépasse pas en moyenne 2 à 3 ha, dans les zones de forêt assez riches et est peut-être dans certains cas plus faible. Cette concentration n'est probablement possible qu'en cas de déficience de la prédation dans certaines régions et il serait intéressant d'en préciser les causes.

Source : MNHN, Paris

10. — Genre **PROPITHECUS** Bennett

Propithecus Bennett, 1832, *Proc. Zool. Soc. London*, 1832, p. 20.

Généralités. — Le genre *Propithecus* groupe deux espèces : *P. verreauxi* et *P. diadema*. Ces deux espèces comprennent elles-mêmes plusieurs sous-espèces dont la distribution couvre presque l'ensemble des forêts de Madagascar.

Les variations de ces deux espèces, vivant respectivement dans l'Ouest et dans l'Est de l'île, ont été étudiées en détail par différents auteurs. Déjà A. Grandidier en 1875 signalait dans l'*Histoire naturelle et politique de Madagascar* les différences anatomiques les plus importantes et la grande variabilité chromatique au sein des espèces. D'autres, comme Kaudern (1915), G. Grandidier et Petit (1932), Paulian (1953) y ont ajouté leurs observations. Il est possible que les formes de l'Est et de l'Ouest et du Sud dérivent d'une forme primitive qui vivait jadis sur le plateau central.

I. — Systématique

1) Généralités. — Le genre *Propithecus* est bien défini, parmi les *Indriidae*, par sa taille intermédiaire entre celle des genres *Avahi* et *Indri*. Le nom de genre *Macromerus* A. Smith 1833 est à mettre en synonymie.

P. verreauxi est de taille nettement plus réduite que *P. diadema*.

D'après les variations dans la coloration du pelage, on divise classiquement chacune des deux espèces du genre respectivement en cinq populations ou sous-espèces différentes.

Propithecus verreauxi A. Grandidier

Propithecus Verreauxi A. Grandidier, 1867, *Rev. et Mag. de Zool.*, (2) XIX, p. 84 (« contrées arides et sablonneuses où habitent les Antandrouïs, les Mahfales et les Antitènes » [1]).

Propithecus verreauxi verreauxi A. Grandidier (fig. 146)

Noms malgaches : Sifaka, Sibaka (imitation du cri).

Noms étrangers : Sifak de Flacourt, Propithèque de Verreaux; Verreaux's Sifaka; Sifaka.

Propithecus verreauxi majori W. Rothschild (fig. 147)

Propithecus majori W. Rothschild, 1894, *Novit. Zool.*, 1, p. 666, pl. XIV (« Antinosy [Antanosy] country in south-west Madagascar ») [2].

Nom malgache : Sifabilany (« Propithèque marmite »).

Noms étrangers : Propithèque de Forsyth-Major; Forsyth-Major's Sifaka.

---

1) Type : » Tsifanihy », au Nord du cap Sainte-Marie (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris). — Rode, 1939 : 442, nº 148.

(2) Type : Région Antanosy (*J. T. Last*, 1889) (ex. coll. Tring Museum, British Museum, Natural History).

Source : MNHN, Paris

Fig. 146, *Propithecus verreauxi verreauxi*. — Posture de repos.

Propithecus verreauxi deckeni Peters (fig. 148)

Propithecus Deckeni Peters, 1870, *Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*, 1870, p. 421 (1).

Noms malgaches : Sifaka, Sibaka.

Noms étrangers : Propithèque de Decken; van der Decken's Sifaka.

---

(1) Type : Kanatsy, Nord-Ouest de Madagascar *(van der Decken)* (Zoologisches Museum, Humboldt Universitat, Berlin).

Source : MNHN, Paris

Fig. 147, *Propithecus verreauxi majori*. — Un des spécimens récoltés par LAST en 1889 et conservé au British Museum (Natural History).

Propithecus verreauxi coronatus A. Milne Edwards (fig. 149)

Propithecus coronatus A. Milne Edwards, 1871, *Rev. scient.*, 1871, p. 224. — RODE 1939 : 443, n° 150 *a*.

SYNONYME : *damanus* Schlegel, 1876 (1).

NOMS MALGACHES : Sifaka, Sibaka.

NOMS ÉTRANGERS : Propithèque couronné; Crowned Sifaka.

(1) Type : Rive Sud de la baie de Bombetoka, Nord-Ouest de Madagascar *(D. van Dam)* (Zoologisches Museum, Humboldt Universitat, Berlin, selon SCHWARZ 1931 : 423).

Source : MNHN, Paris

Fig. 149, *Propithecus verreauxi coronatus.*

Fig. 148, *Propithecus verreauxi deckeni.*

Source : MNHN, Paris

Propithecus verreauxi coquereli A. Milne-Edwards (fig. 150)

Propithecus Coquereli A. Milne-Edwards, 1867, *in* A. Grandidier, 1867, *Rev. et Mag. de Zool.*, (2) 19, p. 314 (5).

Synonymes : *damonis* Gray, 1870; *damanus* Sclater, 1870.

Noms malgaches : Sifaka, Sibaka.

Noms étrangers : Propithèque de Coquerel; Coquerel's Sifaka.

Fig. 150, *Propithecus verreauxi coquereli.*

Propithecus diadema Bennett

Propithecus diadema Bennett, 1832, *Proc. Zool. Soc. London*, 1832, p. 20 (6).

Propithecus diadema diadema Bennett (fig. 151 et 151 *bis*)

Synonyme : *typicus* A. Smith, 1833.

Nom malgache : Simpona.

Noms étrangers : Propithèque à diadème; Typical Diademed Sifaka; Vliessmaki.

---

(5) Type : Un jeune individu du Nord-Est de Madagascar (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris). — Rode, 1939 : 443, n° 149.

(6) Type : Mâle subadulte (British Museum, Natural History).

Source : MNHN, Paris

Fig. 151, *Propithecus diadema diadema.*

BIBL. MUSEUM PARIS

Fig. 151 *bis, Propithecus diadema diadema.*

BIBL. MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Propithecus diadema edwardsi A. Grandidier

Propithecus Edwardsi A. Grandidier, 1871, *C. R. Acad. Sci.*, LXXII, p. 231 (7).
Synonyme : *bicolor* Gray, 1872.
Nom malgache : Simpona.
Noms étrangers : Propithèque de Milne-Edwards; Milne-Edwards' Sifaka.

Propithecus diadema holomelas Günther

Propithecus holomelas Günther, 1875, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (4) XVI, p. 125 (« Fienerentsoa [Fianarantsoa] ») (8).
Nom malgache : Simpona.
Noms étrangers : Propithèque noir; Black Sifaka.

Propithecus diadema candidus A. Grandidier

Propithecus candidus A. Grandidier, 1871, *C. R. Acad. Sci.*, LXXII, p. 232 (9).
Synonymes : *sericeus* A. Milne-Edwards et A. Grandidier, 1872; *albus* A. Vinson, 1862.
Nom malgache : Simpona.
Noms étrangers : Propithèque soyeux; Silky Sifaka.

Propithecus diadema perrieri Lavauden (fig. 152 et 152 *bis*)

Propithecus Perrieri Lavauden, 1931, *C. R. Acad. Sci.*, 193 (1), p. 77 (10).
Noms malgaches : Radjako, Ankomba job.
Noms étrangers : Propithèque de Perrier; Perrier's Sifaka.

---

(7) Type : Provenant de Madindro, dans l'Est de Madagascar (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).

(8) Type : femelle récoltée par Crossley (British Museum, Natural History).

(9) Type : Provenant de Sambava, sur la côte Nord-Est de Madagascar (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).

(10) Type : Mâle récolté dans la forêt d'Analamerana, 80 km au Sud-Est de Diégo-Suarez (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).

Source : MNHN, Paris

BIBL. MUSEUM PARIS

Fig. 152, *Propithecus diadema perrieri.*

BIBL. MUSEUM PARIS

Fig. 152 *bis*, *Propithecus diadema perrieri.*

Source : MNHN, Paris

En se basant sur des variations du crâne (grand élargissement du museau et prolongement des os nasaux jusqu'au-dessus des incisives supérieures dus à la présence d'un sinus facial très large, situé en dedans et à l'extrémité antérieure des os maxillaires), A. GRANDIDIER (1875) séparait la sous-espèce *P. v. coronatus* du groupe *verreauxi* pour en faire une troisième espèce : *Propithecus coronatus*. Il semble bien cependant, d'après les mensurations générales du corps de nombreux spécimens par KAUDERN (1915), qu'il soit préférable de rattacher cette forme à *P. verreauxi*, bien qu'elle s'en éloigne très légèrement. Les deux sous-espèces *P. v. coronatus* et *P. v. deckeni* ont d'ailleurs un crâne assez comparable. On distingue nettement une bosse à la partie supérieure de leur nez, qui donne une allure caractérise tique à la tête des animaux vivants.

Comme nous le verrons plus loin, *P. v. majori* n'est en fait qu'une variation de *P. v. verreauxi*, comme il en existe d'ailleurs chez *P. v. deckeni* et chez *P. v. coronatus*.

Chez les *Propithecus diadema*, *P. d. holomelas* ne semble de même qu'une variation de *P. d. edwardsi*.

Il y aurait donc probablement lieu de ne considérer comme valables que quatr-sous-espèces par espèce.

2) DESCRIPTION DES ESPÈCES ET SOUS-ESPÈCES.

A - *Propithecus verreauxi*. — Les animaux appartenant à cette espèce ont un poids de 3 à 5 kg. La longueur tête et corps est d'environ 45 cm, la longueur de la queue est d'environ 55 cm.

Le pelage est moyennement dense sur tout le corps sauf sur la partie ventrale où il est très peu abondant et sur le museau qui est le plus souvent à peu près nu. Les oreilles courtes sont plus ou moins cachées dans la fourrure.

Chaque sous-espèce est caractérisée par la couleur ou l'étendue des taches de son pelage. On distingue cependant, dans l'aire de répartition de chacune d'elles, une certaine variabilité chromatique plus ou moins importante qui, dans certains cas, peut même faire discuter la séparation subspécifique.

A. GRANDIDIER (1875) est le premier auteur à avoir signalé la variation chromatique du genre *Propithecus* et à avoir donné pour chaque forme des précisions sur les variations qu'il avait observées.

L'étude systématique des collections montre nettement cette variabilité et permet de confirmer les documents bibliographiques, mais les spécimens naturalisés, bien que souvent intéressants pour leur coloration, ne sont malheureusement pas toujours accompagnés d'indications précises de localités.

Plusieurs missions sur le terrain dans l'Ouest nous ont permis d'observer des populations assez importantes d'animaux dans leur milieu et de préciser cette variabilité chez chaque sous-espèce de *P. verreauxi* (PETTER et PEYRIERAS 1972).

Source : MNHN, Paris

1. *P. v. verreauxi* a le pelage blanc, parfois légèrement teinté de jaune. Le sommet et l'arrière de la tête jusqu'au niveau du cou sont brun-noir et les oreilles sont couvertes de poils blancs. Comme pour les autres sous-espèces, l'état du pelage est assez variable suivant la période de l'année. En septembre-octobre notamment, les animaux sont maigres et le pelage est en mauvais état.

Des animaux provenant des restes forestiers situés à une certaine altitude, comme ceux de la forêt d'Analavelona au Nord-Est de Tuléar, présentent une fourrure plus dense et plus épaisse. A. Grandidier signale des individus dont le milieu de la poitrine est gris roux foncé ou même quelquefois roux au lieu de blanc pur (ce qui est probablement dû à la glande de marquage des mâles), et des individus à calotte roux clair.

A part des différences de taille, les peaux de *P. v. verreauxi* montrent relativement peu de variabilité sur toute l'aire très vaste de dispersion de cette sous-espèce. On peut cependant distinguer chez certains exemplaires une teinte grise plus ou moins foncée sur le haut de la tête et sur le bas du dos. Cette dernière marque peut même quelquefois être nettement gris-brun.

Dans l'aire de dispersion de cette forme on trouve au moins deux petits îlots de population aux teintes plus sombres (que l'on peut interpréter comme une mélanisation secondaire ou une variété de population primitive); l'un correspond à la région d'Amboasary dans le Sud où nous avons pu faire de nombreuses observations d'animaux plus ou moins tachés de brun, l'autre correspond à la région de Sakaraha (restes de forêt du Zombitsy dans le Sud-Ouest).

2. La sous-espèce *P. v. majori* a été créée pour caractériser les animaux dits « mélanisants » trouvés dans l'aire de répartition de *P. v. verreauxi*. On y observe cependant aussi des *P. v. verreauxi* typiques et les deux formes ont été vues dans des groupes voisins à 20 m les uns des autres et même semble-t-il dans le même groupe (F. Petter comm. personnelle).

Nous avons examiné le type naturalisé provenant selon les indications portées sur l'étiquette d'« Antinosy Country » et les quatre exemplaires de la même région récoltés par J. T. Last en 1889 et conservés au British Museum (N. H.). La coloration de leur tête est la même que celle de *P. v. verreauxi* avec le front blanc caractéristique et, la « mélanisation » se marque par une couleur brun chocolat sur le cou, le haut de la poitrine, la partie antérieure des bras et des jambes et le bas du dos tandis que le reste du pelage est blanc pur.

Trois individus ont leurs taches sombres, surtout celles du dos, plus pâles tandis qu'un autre a, au contraire, la tache brune du dos bien marquée et légèrement plus étendue.

Il est intéressant de remarquer que chez cette forme, les taches des bras et des cuisses ont la même disposition que chez *P. v. coquereli*. Leur teinte ne contient cependant aucune trace de roux. La tache sombre du dos est aussi à la même place que la tache brunatre (sans nuance rousse) de cette sous-espèce. Les poils de la fourrure de tous les exemplaires examinés sont particulièrement longs et mesurent à peu près 4,5 cm alors qu'ils n'atteignent en moyenne que 3 cm chez *P. v. verreauxi*.

Source : MNHN, Paris

3. *P. v. deckeni* est entièrement d'un blanc légèrement teinté de jaune. A. GRANDIDIER signale différentes variations : des exemplaires ont un pelage plus ou moins jaunâtre ou même roussâtre sur les bras et les cuisses (comme pour *P. v. coquereli*) au lieu de blanc; certains autres ont la région lombaire cendrée; d'autres (provenant de Manerinerina) ont une tache gris foncé sur la nuque qui peut s'étendre comme un collier; un exemplaire enfin est tout gris.

Les collections naturalisées de *P. v. deckeni* comprennent des exemplaires tout blancs provenant de Namoroka (près de Soalala), de Tsiandro et de Bereka, ainsi que des exemplaires, plus variables, d'Ambararatabe (province de Soalala). Parmi les spécimens de cette région : certains présentent une teinte grise sur le dessus du cou. Un exemplaire du British Museum (N. H.) provenant du même lot que plusieurs animaux tout blanc, n'a de couleur blanche que sur la base du dos, le début ainsi que l'extrémité de la queue, la partie postéro-externe des membres inférieurs et des avant-bras; le reste du pelage a une teinte dégradée et passe du beige au brun foncé au niveau de la tête; la différence de nuance est due à la coloration brune d'une partie plus ou moins longue de l'extrémité des poils. Trois exemplaires des collections de New York, de la même provenance, présentent une coloration voisine.

Certaines populations situées dans les causses du Kelifely montrent des individus chétifs et de petite taille. D'autres, au contraire, situées plus en altitude montrent des animaux de grande taille avec un beau pelage. Une exploration des restes forestiers des Plateaux, jusque dans le massif du Bongolava, en remontant depuis Tananarive, au Nord-Ouest de Tsiroanomandidy, a permis de trouver plusieurs restes de forêts situés dans des bas-fonds et d'importance de plus en plus grande en se rapprochant du massif. Ces derniers restes, comme le massif lui-même, sont d'année en année rongés par les feux qu'un petit village situé à 20 km du Bongolava, allume tous les ans sur un rayon d'environ 30 km et certaines de ces parcelles vont disparaître complètement en l'espace de quelques années. Des groupes de Propithèques ont été rencontrés dans de petits bois pourtant très réduits (1 ou 2 ha) et complètement isolés; plusieurs groupes qui ont ainsi été observés le long de la route ne comprenaient que des individus entièrement blancs.

Dans le massif du Bongolava, au contraire, une grande variabilité a été remarquée.

Douze groupes observés de la lisière au centre du massif montraient les variations suivantes :

— 1 groupe de 3 adultes blancs,

— 1 groupe de 4 adultes dont 3 blancs et 1 blanc avec une tache gris-brun sur le haut du dos,

— 1 groupe de 3 adultes blancs,

— 1 groupe de 2 adultes blancs,

— 1 groupe de 3 adultes dont 2 blancs et 1 avec tout le haut du corps brun,

— 1 groupe de 5 formé de 3 adultes blancs et d'une femelle avec son jeune, très sombres tous les deux, le haut du corps étant complètement brun,

— 1 groupe de 5 adultes comprenant 4 blancs et un très sombre, le haut du corps étant très brun, presque noir (donc très proche de *P. v. coronatus*),

— 1 groupe de 3 adultes blancs,

— 1 groupe de 3 adultes blancs,

— 1 groupe de 5 comprenant 3 adultes blancs, 1 femelle dont le haut du corps était fortement teinté de brun et portant un jeune tout blanc,

— 1 groupe de 5 adultes dont 4 blancs et un teinté de brun sur le dos seulement,

— 1 groupe de 3 adultes blancs.

Source : MNHN, Paris

Des groupes entièrement blancs se trouvaient donc aussi bien en périphérie qu'au centre du massif.

4. *P. v. coronatus* a le front, le dessus de la tête et les joues entièrement brun-noir. Les oreilles couvertes de poils blancs tranchent seules sur cette calotte noire. La nuque et le reste des parties supérieures sont blancs plus ou moins teintés de roux sur les membres et à la naissance de la queue. Il y a sur la nuque une tache grise ou brune souvent assez grande. La queue et les mains sont toujours d'un beau blanc. Les parties inférieures sont roux clair plus foncées entre les bras ou bien complètement de couleur sombre. Les poils des animaux appartenant à cette sous-espèce semblent plus raides, plus courts et moins soyeux que ceux des autres formes.

Selon A. Grandidier, les individus qui présentent la coloration rousse la moins vive ont été signalés sur le bord méridional de la baie de Bombètoka de l'autre côté de laquelle se trouvent les *Propithecus coquereli*. Ceux qui sont plus colorés proviennent du Sud, non loin de la grande forêt de Manerinerina.

R. Paulian (1953) a décrit un couple capturé par M. Thérézien (service des Eaux et Forêts de Madagascar) dans un massif de forêt immédiatement à l'Ouest de Tsiroanomandidy sur la piste d'Ankavandra : le mâle était légèrement plus roux sur la face dorsale qu'un exemplaire normal, la femelle, par contre, était très fortement « mélanique » ; la face ventrale, sauf une courte ligne grise longitudinale sous la gorge, était entièrement couverte de poils noirs; la face inférieure des bras et des cuisses était noire; la face dorsale était densément couverte d'une fourrure de poils noirs ou brun noir, gris ou blancs à la pointe, la teinte noire étant plus forte sur les bras, les avant-bras, la moitié supérieure du dos, laissant une zone grise sur la base de la nuque, une zone grise sur le bas des reins et la queue; les côtés des bras et des avant-bras ainsi que les pattes postérieures, sauf les cuisses, rousses en dedans, étaient blancs; les mains étaient couvertes dorsalement de poils gris et noirs. Sur la tête, une étroite ligne de poils blancs doublait l'oreille en dehors; la calotte céphalique et les joues étaient noir foncé.

En explorant les derniers restes de forêts situés autour de Tsiroanomandidy, sur les plateaux à environ 200 km à l'Ouest de Tananarive, cette sous-espèce a pu être retrouvée mais dans des conditions de survie très critiques. L'observation de trois groupes de 2, 3 et 5 individus, le dernier comprenant un jeune porté sur le dos de la mère, ont montré quelques différences de coloration, certains individus étant plus sombres, d'autres ayant une poitrine teintée d'orange.

Il est intéressant de rappeler qu'un exemplaire du British Museum (N. H.), bien typique de cette sous-espèce, proviendrait, selon son étiquette d'« Antinosy Country », comme les exemplaires de *P. v. majori* et de *P. v. verreauxi*. Il a les poils très serrés et courts (environ 1,5 cm).

5. *P. v. coquereli* a un pelage blanc légèrement teinté de jaune sur tout le corps sauf une tache lombaire gris-brun très clair et la face externe des bras et des avant-bras ainsi que la face supérieure des cuisses brun-roux vif.

Chez *P. v. coquereli*, il n'y a, selon A. Grandidier, à peu près aucune variation de coloration. Kaudern signale cependant chez certains individus une coloration

Source : MNHN, Paris

gris-brun plus soutenue sur la partie postérieure du corps. L'observation des peaux ne nous avait montré qu'une faible variabilité de coloration, certains individus étant plus marqués de brunâtre, jusque sur la queue. Plusieurs séjours entre 1956 1975 dans la région de l'Ankarafantsika (Nord-Ouest de Madagascar) ont permis de confirmer ce fait sur les animaux vivants.

B - *Propithecus diadema.* — Les animaux groupés dans cette espèce se différencient des *P. verreauxi* par un poids plus important, atteignant 5 à 9 kg et une taille plus forte. Ils ont en outre un pelage plus abondant, plus long et plus soyeux. Ils comprennent certainement les plus beaux Lémuriens de Madagascar.

Il est malheureusement beaucoup plus difficile d'observer les animaux dans l'Est que dans l'Ouest, et nos observations personnelles sur les sous-espèces de *P. diadema* sont beaucoup plus réduites que celles concernant les sous-espèces de *P. verreauxi.*

1. Chez *P. d. diadema*, une large bande de poils gris sur le front, devenant grisâtre sur les joues et sous la gorge, encadre la face noire. Le sommet et l'arrière de la tête, le dessus des oreilles et la nuque sont d'un beau brun-noir. Un manteau brun-noir couvre les épaules et descend en pointe sur le dos. La région lombaire et les flancs sont d'un gris plus ou moins sombre qui se fond en haut avec le brun-noir des épaules et du dos, en bas avec le jaune orangé de la région pelvienne; cette teinte cendrée s'étend sur le haut du bras et le couvre même parfois tout entier. Le reste du bras et l'avant-bras sont comme les membres inférieurs et la région sacrée le plus souvent d'un jaune orangé vif. Les mains ainsi que les poignets sont couverts de poils noirs sauf au bout des doigts où ils sont jaunâtres. Les pieds sont jaunes. La queue jaune devient grise à l'extrémité, les parties inférieures sont blanchâtres. A Grandidier signale que certains spécimens sont plus teintés de noir ou au contraire ont une teinte cendrée au lieu de brune. Cette variabilité est nettement visible sur le petit nombre. de peaux des collections. Un exemplaire du National Museum of Natural History, Washington, nettement plus sombre que les autres, présente même une calotte noire beaucoup plus étendue et une teinte roux clair sur les cuisses. Il pourrait exister chez cet animal une certaine variation de la couleur en fonction de la saison. Des animaux observés en juillet paraissaient avoir des teintes beaucoup plus vives que ceux observés en novembre, mais de légères différences existent certainement en fonction de l'altitude comme chez les autres sous-espèces.

2. *P. d. edwardsi* a la tête, la nuque, les épaules, les membres antérieurs et tout le dos d'un beau noir plus ou moins teinté de brun. Les flancs sont d'une couleur blanc brunâtre qui se fond graduellement avec le noir du dos. La région pelvienne, la queue, les membres postérieurs, les mains et les pieds sont noirs. Les parties inférieures sont noires teintées de brun-roux.

Selon A. Grandidier on trouve, chez cette forme, tous les intermédiaires entre des *P. d. diadema* et des Propithèques tout noirs.

Les peaux de *P. d. edwardsi* montrent en effet une variabilité assez grande dans l'extension de la coloration brun chocolat aux flancs et au milieu du dos, seules portions du pelage restées blanches chez les individus typiques.

Source : MNHN, Paris

3. *P. d. holomelas.* — A. GRANDIDIER conteste l'existence de cette sous-espèce, en ne la considérant que comme une simple variété de *P. d. edwardsi* chez laquelle la tache lombaire roussâtre n'existe pas, le « mélanisme » étant plus complet.

Les peaux rapportées à cette sous-espèce sont entièrement brun-noir, mais certaines montrent des zones plus ou moins claires sur le dos suivant les individus.

4. *P. d. candidus.* — Le pelage de cette sous-espèce est entièrement blanc chez les individus typiques, mais A. GRANDIDIER signale que beaucoup de spécimens ont sur l'occiput, la nuque ou le dos des traces du manteau noir de *P. d. diadema*, et que l'on observe tous les intermédiaires entre des animaux au pelage blanc pur et des individus proches de *P. d. diadema*, certains ayant des poils gris sur la nuque, d'autres sur le sommet de la tête et sur les mains.

Chez cette sous-espèce, les exemplaires naturalisés présentent souvent une tache grise plus ou moins foncée sur le dessus du cou : au British Museum (N. H.) un individu venant de Sambava (tué probablement sur les collines de 400 à 500 m à l'Ouest de la ville) présente en plus de cette tache une teinte gris pâle sur le haut du dos; un exemplaire d'Andapa présente une « mélanisation » plus forte encore tandis que la tache du cou est plus pâle et plus teintée de jaune.

PEYRIERAS (comm. pers.) a observé les individus les plus blancs sur les pentes du Marojejy. Il est intéressant de remarquer que dans cette région, où l'humidité est très forte et où une sorte de brouillard semblait isoler du soleil, ses atteintes sur la peau des observateurs ont été cependant particulièrement sévères (coups de soleil avec brûlures, en très peu de temps).

5. *P. d. perrieri.* — Les exemplaires naturalisés de cet animal rare sont très peu nombreux, puisque limités à la collection Lavauden (une peau au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (le *type*); trois peaux à l'American Museum, New York, et deux peaux à l'Institut de la Recherche scientifique malgache, Tananarive-Tsimbazaza). Ils sont uniformément d'un beau noir velouté. Les yeux sont brun foncé, les oreilles sont noires et glabres comme le museau. Le mâle possède une glande du cou brun foncé. Sa taille est légèrement plus faible que celle des autres *P. diadema* et sa queue est relativement plus courte (longueur tête et corps : 50 cm; queue : 45 cm).

Selon LAVAUDEN, le crâne est relativement plus court et plus large que celui des autres formes de *P. diadema*.

Cet animal, recherché depuis sa découverte à plusieurs reprises sans succès, était considéré comme éteint, mais en février 1959 GRIVEAUD, ROBINSON et VIETTE, lors d'une mission entomologique dans la forêt d'Analamerana, furent informés de sa présence. Il fut ensuite signalé par CAPURON qui l'avait observé lors d'une mission botanique. Grâce à ces informations, PEYRIERAS put apercevoir ces Propithèques en juin 1971, et, au cours d'une mission organisée spécialement en janvier 1972 dans la chaîne de l'Andrafiamena (PETTER et PEYRIERAS), il fut possible d'en observer plus longuement une petite population et d'en capturer un couple. Aucune variation n'a pu être remarquée chez les animaux observés qui étaient tous uniformément noirs.

Source : MNHN, Paris

3) Cytogénétique.

Propithecus verreauxi (fig. 153). — Tous les *P. verreauxi* ont le même caryotype caractérisé par un nombre diploïde 2N = 48 (Nombre Fondamental NF = 76). Les autosomes comprennent 10 paires de chromosomes médians, 4 paires de chromosomes submédians et 8 paires de chromosomes acrocentriques. Parmi les chromosomes médians on distingue 3 paires de grande taille, 1 paire de taille moyenne et 1 paire de petite taille. Parmi les chromosomes submédians, 4 paires sont des chromosomes submédians proximaux et 4 des chromosomes submédians distaux. Les chromosomes acrocentriques sont tous de petite taille. Une paire de petits chromosomes est difficile à identifier : sur certaines préparations elle apparaît comme acrocentrique, sur d'autres elle apparaît comme médiocentrique. Le chromosome X est submédian, le Y est acrocentrique et de petite taille.

Propithecus diadema (fig. 154). — Les *P. diadema* ont un caryotype caractérisé par un nombre diploïde 2N = 42 (Nombre Fondamental NF = 74). Les autosomes comprennent 16 paires de chromosomes médiocentriques et submédians et seulement 3 paires de chromosomes acrocentriques. Chez cette espèce, il existe également une paire de chromosomes de petite taille difficile à départager entre chromosomes médiocentriques ou acrocentriques, son aspect variant d'une mitose à l'autre. Le chromosome X est médiocentrique, le Y est acrocentrique et de très petite taille.

II. — Conditions d'observation et élevage en captivité

Les *Propithecus verreauxi* sont souvent aisés à observer, du moins dans les zones où ils ne sont pas chassés (zones qui sont malheureusement de plus en plus rares) ou brûlés avec leur habitat. Un fady (tabou) empêchait les populations du Sud de les tuer, mais dans l'Ouest beaucoup de Sakalavas les tuent pour les manger.

Un observateur peut facilement habituer les animaux à sa présence régulière, surtout quand ils se sentent en sécurité. C'est le cas, par exemple, dans la Réserve naturelle intégrale de l'Ankarafantsika et dans la petite réserve de Berenty (près de Fort-Dauphin) où beaucoup d'observations ont été réalisées (Petter 1962; Jolly 1966).

Pour l'étude des groupes dans la nature, on peut assez bien reconnaître trois âges différents : le jeune d'un an, le jeune de deux ans et l'adulte. Les mâles se distinguent généralement des femelles par leur forme un peu plus massive, mais surtout par la glande du cou qui est souvent bien visible.

Les animaux des zones perturbées, fuient rapidement quand on approche mais, généralement, on les retrouve 50 m plus loin. Ils peuvent manifester leur émotion par des aboiements s'ils sont surpris, mais normalement regardent, en grognant, parfois très longtemps, et fuient lentement, où restent immobiles après avoir fui sur 50 m. Ils cherchent ensuite à disparaître par quelques sauts discrets, sans se faire remarquer.

S'ils sont suivis pendant une centaine de mètres dans une forêt de petits arbres, les *Propithecus verreauxi* se fatiguent et finissent par se laisser approcher.

Source : MNHN, Paris

Fig. 153, chromosomes de *Propithecus verreauxi*.

Fig. 154, chromosomes de *Propithecus diadema*.

Source : MNHN, Paris

Les *Propithecus diadema* fuient rapidement par des sauts successifs et, contrairement aux précédents, ne peuvent généralement être observés de près pendant longtemps. Leur habitat est difficile à pénétrer et il est rarement possible de les suivre.

Ce n'est cependant pas le cas de l'habitat de *P. d. perrieri* qui vit dans une forêt formée de petits arbres comparables pour la pénétration à certaines forêts de l'Ouest. Un groupe de trois individus, observés au repos en octobre 1971, a pris la fuite mais a pu être suivi pendant une centaine de mètres, puis les animaux se sont laissé approcher. Un groupe identique comprenant une femelle avec un jeune sur le dos a été suivi de la même façon en août 1973 par Peyrieras (comm. pers.). Les animaux ont pris la fuite en sautant d'arbre en arbre à environ 1 m du sol. La femelle s'est arrêtée après une centaine de mètres puis a grimpé dans un grand arbre. Fatiguée par ces sauts, elle ne pouvait probablement pas aller plus loin. Des observations comparables ont aussi été réalisées en décembre 1973, janvier, juillet, octobre et novembre 1974 par J. Befourouack (1975).

Les Propithèques sont un peu plus faciles à conserver en captivité que les autres *Indriidae*. Il est possible de conserver longtemps des *Propithecus verreauxi* en bonne santé si l'on prend grand soin à leur élevage, surtout à la variété des aliments qui leur sont offerts. Un essai réussi, tenté par Paulian, Ursch et nous-même en 1956-1957, permit d'obtenir plusieurs reproduction de *P. verreauxi* pour la première fois en captivité. Depuis lors, d'autres tentatives furent couronnées de succès, tels l'élevage de Buettener-Janush, à Duke (U.S.A.) où, depuis 1970, plusieurs reproductions de *P. verreauxi* ont été obtenues (Bergeron 1974) et l'élevage de Albignac et Randrianasolo à Tananarive où des reproductions suivies ont aussi été enregistrées. Les *P. diadema* sont beaucoup plus difficiles à élever que les *P. verreauxi* et si quelques animaux pris jeunes ont pu survivre plus d'un an à Tananarive, aucune reproduction n'a jamais été obtenue en captivité.

D'une façon générale, ce sont des animaux assez timides et craintifs mais qui s'apprivoisent très facilement en captivité.

III. — Distribution géographique et différenciation chromatique

Les Propithèques sont représentés à peu près partout à Madagascar. Leur type de progression se prête même à la fréquentation des forêts de petits arbres ou presque dépourvues de branches horizontales comme dans certaines régions du Sud, de l'Ouest et du Nord. On n'en trouve cependant pas dans les zones couvertes de buissons.

Les sous-espèces de *P. verreauxi* se partagent les différents biotopes du Sud et de l'Ouest. Celles de *P. diadema* se répartissent dans l'Est. Les limites de répartition de ces formes sont généralement de grands fleuves difficiles à traverser en toute saison, et qui étaient certainement presque impossibles à franchir lorsque les Crocodiles étaient encore très abondants partout.

Ces véritables barrières naturelles ont certainement été dans le passé un élément très important pour favoriser la spéciation.

Une carte résume la répartition des différentes formes (carte 11).

Source : MNHN, Paris

Aucun Propithèque ne peut survivre sans forêt, et la disparition rapide des zones forestières réduit de jour en jour les surfaces peuplées, mais certains *P. verreauxi* peuvent encore survivre, quand ils ne sont pas massacrés par les paysans, dans des zones forestières très réduites d'un ou quelques hectares, isolées par les feux, comme il est encore possible de le constater dans certaines régions des plateaux, d'où l'importance des « réserves ponctuelles » (Petter 1972; Harroy 1972; Curry Lindahl 1972; Nicholson 1972; Dorst 1972; Andriamanpianina et Peyrieras 1972).

Il n'est cependant plus possible, comme il y a 50 ans, d'observer avec précision les limites de peuplement des sous-espèces qui deviennent floues à cause des destructions.

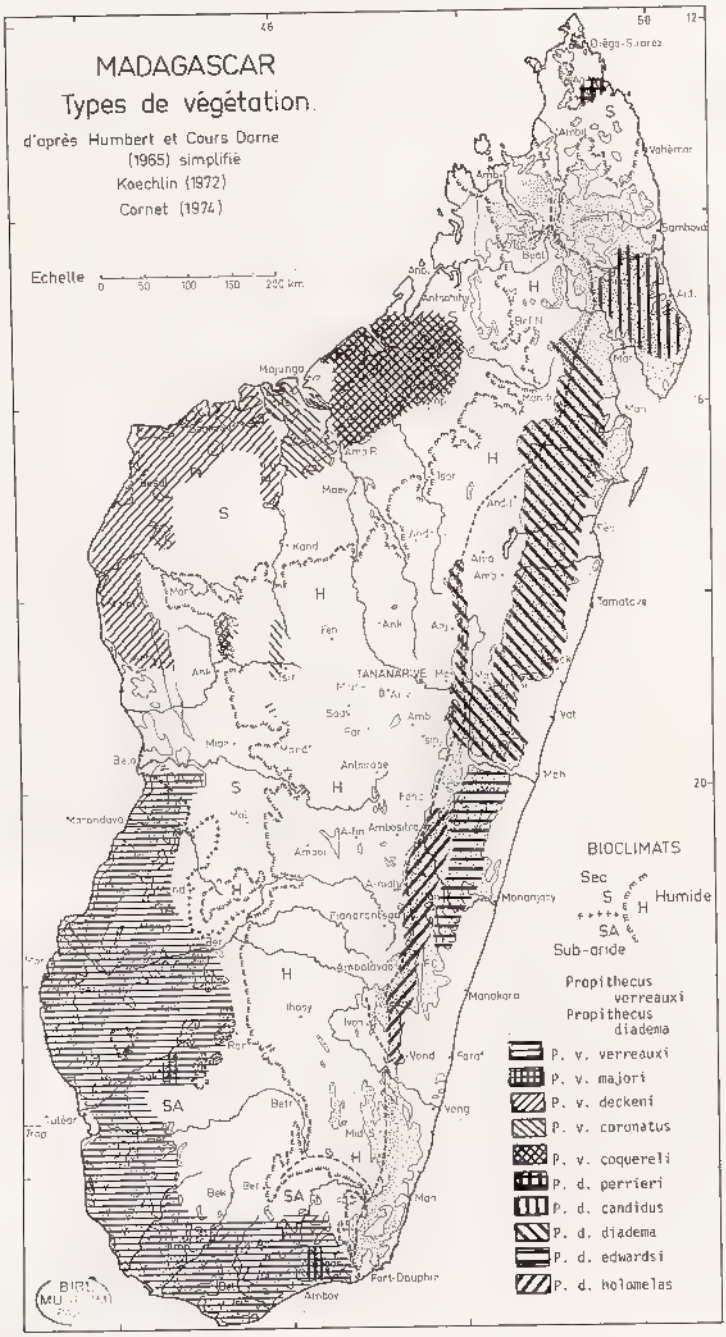
Malgré l'état actuel de dégradation où se trouvent certaines des dernières forêts malgaches, qui sont rongées plus que jamais de tous côtés par les feux non contrôlés ou les « tavy » (parcelles brûlées illégalement pour la culture du riz de montagne), on peut cependant, en explorant les zones de forêts encore existantes et en tenant compte de l'importance des fleuves, imaginer assez bien où étaient certaines de ces limites.

D'autres limites comme, par exemple, celles de la zone de répartition de *P. v. coronatus* sont plus difficiles à localiser.

Comme nous l'avons vu, *P. d. perrieri* pose un problème particulier; cet animal ne se rencontre en effet qu'à l'extrême Nord dans les forêts de la chaîne de l'Andrafiamena, dont la forêt d'Analamerana (d'une superficie de 5 000 ha environ), la plus orientale où furent trouvés les premiers spécimens. Cette dernière forêt, sèche et d'accès difficile, était selon Lavauden encore à peu près inconnue en 1931 car des croyances locales en faisaient un lieu tabou. Elle est d'accès toujours aussi difficile et commence seulement à être un peu connue. Les Propithèques vivaient probablement jadis jusque sur l'Ankarana de Diégo. Ils sont devenus rares (environ un groupe, de 3 ou 4, par kilomètre carré). Les derniers restes des massifs forestiers étant partout très attaqués par les feux, la superficie qu'ils occupent est limitée, et si la densité est partout la même on peut évaluer la population totale à moins d'un millier d'individus sur toute la chaîne.

La couleur noir pur des animaux est apparemment difficile à expliquer, en considérant une sélection par le climat, puisque cette forme est située au Nord de *P. d. candidus* tout blanc. Il faut néanmoins remarquer qu'à basse altitude cette dernière forme peut être assez « mélanisante » et que le climat de l'Andrafiamena paraît assez particulier. Cette partie de Madagascar est en effet battue par l'alizé austral avec des vents presque constants, pouvant dépasser 50 km/heure. Pendant huit mois (avril à novembre) il y fait très sec et relativement froid. Le 17 août 1973 notamment, il y avait du vent et une petite pluie tombait en permanence. Les animaux se tenaient alors en haut des arbres et léchaient les feuilles. Les jours suivants, pendant des moments de soleil, plusieurs fois les animaux ont été vus près du sol. Ils fuyaient à peu près toujours au ras du sol. Ce comportement, qui diffère de celui des autres *P. diadema*, peut être mis en relation avec le fait que la forêt où ils vivent est composée surtout d'arbres moyens ou petits assez serrés et comportant peu de branches horizontales; la progression de tronc en tronc y est donc certainement plus facile à faible hauteur. Il est peut-être aussi en partie en relation avec leur adaptation chromatique particulière qui leur fait fuire les endroits trop exposés au soleil.

Source : MNHN, Paris



Carte 11, répartition du genre *Propithecus*.

Source : MNHN, Paris

Si l'on considère la plupart des sous-espèces, la diversité de coloration que l'on observe semble pouvoir s'expliquer de deux façons : la variation chromatique au sein d'une population peut être le résultat du mélange de deux formes dans une zone où les barrières géographiques deviennent floues, ou bien l'expression d'une simple variabilité génétique plus ou moins sélectionnée par le climat. L'exemple, dans l'Ouest, des deux sous-espèces *P. v. coronatus* et *P. v. majori* permet de mieux poser le problème.

(*a*) Cas de *P. v. coronatus* et de *P. v. majori*. — Le fleuve Mahavavy, qui coupe la région Nord-Ouest de Madagascar du Nord au Sud, semble former la limite entre les zones de répartition des deux sous-espèces de *P. v. deckeni* et de *P. v. coronatus*, la première vivant à l'Ouest de la seconde. Une série d'observations sur le terrain le démontre pour la partie Nord de ce territoire. Au Sud de cette région, l'exploration en détail des zones situées à l'origine des cours d'eau qui forment la Mahavavy ne montre aucune limite géographique suffisante pour séparer deux populations; les ruisseaux sont en effet petits et facilement franchissables. L'existence à cet endroit de ces deux formes de Propithèques (que l'on peut encore observer non loin l'une de l'autre près du Bongolava, seul reste de forêt encore un peu important de la région) semble apporter un argument en faveur d'un mélange. En effet, la barrière de la rivière Mahavavy n'existe pas encore à ce niveau puisqu'on se trouve à l'origine du cours d'eau et les deux populations orientale et occidentale venant en contact, une certaine « hybridation » a pu se produire à certaines occasions entre *P. v. coronatus* et *P. v. deckeni*, le jeu des croisements variés amenant tous les intermédiaires entre les deux sous-espèces.

Les croisements, que grâce à R. Paulian nous avons pu observer en 1955, 1956 et 1957 au Laboratoire de Zoologie de l'IRSM, à Tananarive, nous ont montré la possibilité de cette « hybridation » (Petter, 1962, film : Les Lémuriens de Madagascar). A trois reprises, un mâle *P. v. coronatus* typique à tête bien noire et haut du corps brun s'est accouplé avec une femelle *P. v. deckeni* bien blanche donnant dans chacun des cas un jeune à la tête brun foncé et à la partie antérieure du corps brunâtre, couleur que l'on peut considérer comme intermédiaire entre celle des deux parents. Ces hybrides ressemblaient étroitement aux individus bruns que nous avons rencontrés dans les groupes de *P. v. deckeni* du Bongolava. Une planche en couleur publiée grâce à la Linnean Society (Petter 1969) montre clairement la couleur des parents et des jeunes obtenus.

Avec cette première hypothèse explicative, il est cependant difficile d'imaginer pourquoi les animaux ne se seraient pas tous plus ou moins « hybridés » dans la région. Or, de nombreux groupes d'animaux vivant à l'Est du Bongolava, dans divers petits restes de forêts, sont restés blanc pur comme les populations de l'Ouest.

Il est de même difficile d'expliquer seulement par une « hybridation » l'existence des animaux « mélanisants » parmi les *P. v. deckeni* provenant d'Ambararararabe.

Comme nous l'avons vu, *P. v. coronatus* et *P. v. deckeni* ont un crâne très spécial, assez nettement différent de celui des *P. v. verreauxi* et *P. v. coquereli*. Il présente surtout un aplatissement général et un fort élargissement ainsi qu'un raccourcissement de la partie nasale, avec une large ouverture des fosses nasales. D'après son crâne, *P. v. deckeni* semble donc se rapprocher très nettement de *P. v. coronatus*.

Source : MNHN, Paris

L'étude de deux autres sous-espèces de *P. verreauxi* montre semble-t-il un cas analogue : les exemplaires de *P. v. majori* proviennent d'« Antinosy Country ». Or, il existe dans les collections des exemplaires de même provenance de *P. v. verreauxi* et un exemplaire de *P. v. coronatus* typique (British Museum (N.H.), 1939, Coll. Rothschild, n° 1208). Si cette indication de provenance n'est pas une erreur (l'étiquette correspond au registre d'inscription des collections), cet endroit pourrait donc correspondre à une zone d'hybridation entre *P. v. coronatus* et *P. v. verreauxi*, mais, comme pour l'exemple précédent, il est difficile de comprendre, dans ce cas, la coexistence de ces formes. Les crânes des formes *P. v. verreauxi* et *P. v. majori* qui sont très semblables (et ressemblent à ceux de *P. v. coquereli*) diffèrent d'ailleurs de ceux de *P. v. coronatus*, et là aussi, bien que la possibilité d'une certaine « hybridation » ne soit pas à exclure, il ne nous paraît pas que ce soit le phénomène principal. Pour que cette « hybridation » puisse se réaliser, il aurait de toute façon fallu qu'il y ait différenciation préalable de deux formes.

(*b*) *Sélection par le climat.* — Si l'on admet, au contraire, l'hypothèse d'une importante variabilité plus ou moins permanente, il y a lieu de se demander pourquoi elle est particulièrement visible à certains endroits. En réponse, il faudrait, considérer les régions du Bongolava, d'Ambaiaiatabe, de Sakaraha ou d'Amboasary comme des zones particulières de grande variabilité, ou bien il faut considérer qu'aucune sélection chromatique ne s'y manifeste et que toutes les mutations s'y conservent, ce qui revient à invoquer dans les autres régions un phénomène de sélection pour expliquer l'invariabilité chromatique.

Cette action du milieu sur la couleur du pelage, même si elle est très faible, semble bien exister dans certains endroits.

Quand on considère les sous-espèces de *P. diadema*, on constate, en effet, comme l'avait déjà fait remarquer A. Grandidier, qu'on peut relier une « mélanisation de plus en plus nette à un biotope de plus en plus froid du Nord au Sud ». Il se peut, en outre, que des conditions spéciales d'insolation jouent aussi un rôle. Les zones où vivent les *P. d. candidus* situées plus près de l'équateur sont un peu plus chaudes que les zones où vivent les *P. d. diadema* et les *P. d. edwardsi*. Nous manquons d'informations sur le climat des zones situées plus en altitude où vit *P. d. holomelas*. Ces animaux que l'on rencontre à la même altitude que *P. d. edwardsi* sont plus mélanisants que ces derniers, ce qui suggère un climat plus froid (qui s'explique par l'altitude) ou moins ensoleillé. En ce qui concerne *P. d. candidus*, il semble que ce soit l'inverse qui se produise. Les animaux les plus blancs sont, comme nous l'avons vu, situés plus en altitude, sur les pentes du Marojejy. Ce serait alors l'ensoleillement spécial de cette région qui aurait favorisé la perte de la pigmentation.

Cette pigmentation se serait par contre amplifiée chez *P. d. perrieri* dans l'Analamerana ou malgré la faible altitude sévit un climat apparemment plus rude que ne le laisserait croire la latitude. Il nous manque de nombreuses informations sur le microclimat des forêts malgaches orientales pour mieux comprendre ces problèmes de pigmentation des *Propithecus diadema*.

Une même hypothèse explicative de la « mélanisation » est probablement aussi valable dans l'Ouest pour les *P. verreauxi* car il semble que dans cette région, on puisse mettre en corrélation l'existence de formes sombres avec une localisation

Source : MNHN, Paris

en altitude et inversement : *P. v. coronatus* et *P. v. majori*, aux pelages plus sombres, vivent en altitude sur les Plateaux tandis que *P. v. deckeni*, tout blanc, et *P. v. verreauxi*, presque entièrement blanc, peuplent respectivement, au contraire, les plaines basses du Nord-Ouest ou du Sud-Ouest et du Sud. Les régions du Bongolava, d'Ambararatabe, d'Antinosy ou du Nord de Fort-Dauphin seraient alors des zones climatiques intermédiaires ou la sélection ne se ferait pas nettement sentir.

IV. — Caractères anatomiques

Les Propithèques sont, pour la plupart de leurs caractères, intermédiaires entre les *Avahi* et les *Indri*. Leur crâne (fig. 155 et 156) est plus globuleux que celui des *Indri* mais moins que celui des *Avahi*.

Les incisives supérieures, dont la paire centrale est séparée par un diastème, sont légèrement dirigées en avant. Les incisives inférieures sont plus courtes mais plus robustes que celles d'*Avahi*.

V. — Caractères éthoécologiques

1) Posture, locomotion, manipulation. — Les Propithèques, comme d'ailleurs les autres *Indriidae*, ont des postures, une locomotion et une manière d'utiliser leurs mains assez voisine de celles des *Lepilemur*.

A - *Postures* (fig. 157). — Leur corps reste presque constamment vertical ou légèrement incliné, qu'ils soient sur le point de se déplacer ou au repos. Les *P. diadema*, au corps relativement plus long, présentent le plus souvent une position voûtée, ce qui les différencie légèrement des *P. verreauxi*.

— Avant un saut ils se tiennent en position accroupie, agrippés contre une branche verticale, les mains et les pieds tenant une branche; leurs membres postérieurs sont repliés, les cuisses s'appuyant sur les jambes. Ils sont ainsi prêts à bondir, d'une brusque détente des membres postérieurs.

— La position de repos typique des *P. verreauxi* est une posture assise dérivée de la précédente; le corps tourné face à un tronc vertical ou à une grosse branche est généralement calé dans une fourche, de façon à ce que le bas du dos puisse s'appuyer. Les pattes arrières sont fléchies et la tête repose souvent sur les genoux ou s'insère entre eux. Les pieds prennent en général appui sur un tronc vertical. Dans cette position les bras enserrent quelquefois les jambes au-dessous des genoux, contribuant à leur garder leur position repliée mais, souvent, les mains sont agrippées au même tronc que les pieds. Au repos, la queue est enroulée sur elle-même entre les cuisses. Elle se déroule quand l'animal se prépare à bouger. D'autres positions de repos sont plus rares ou représentent des attitudes de très jeunes animaux.

Source : MNHN, Paris

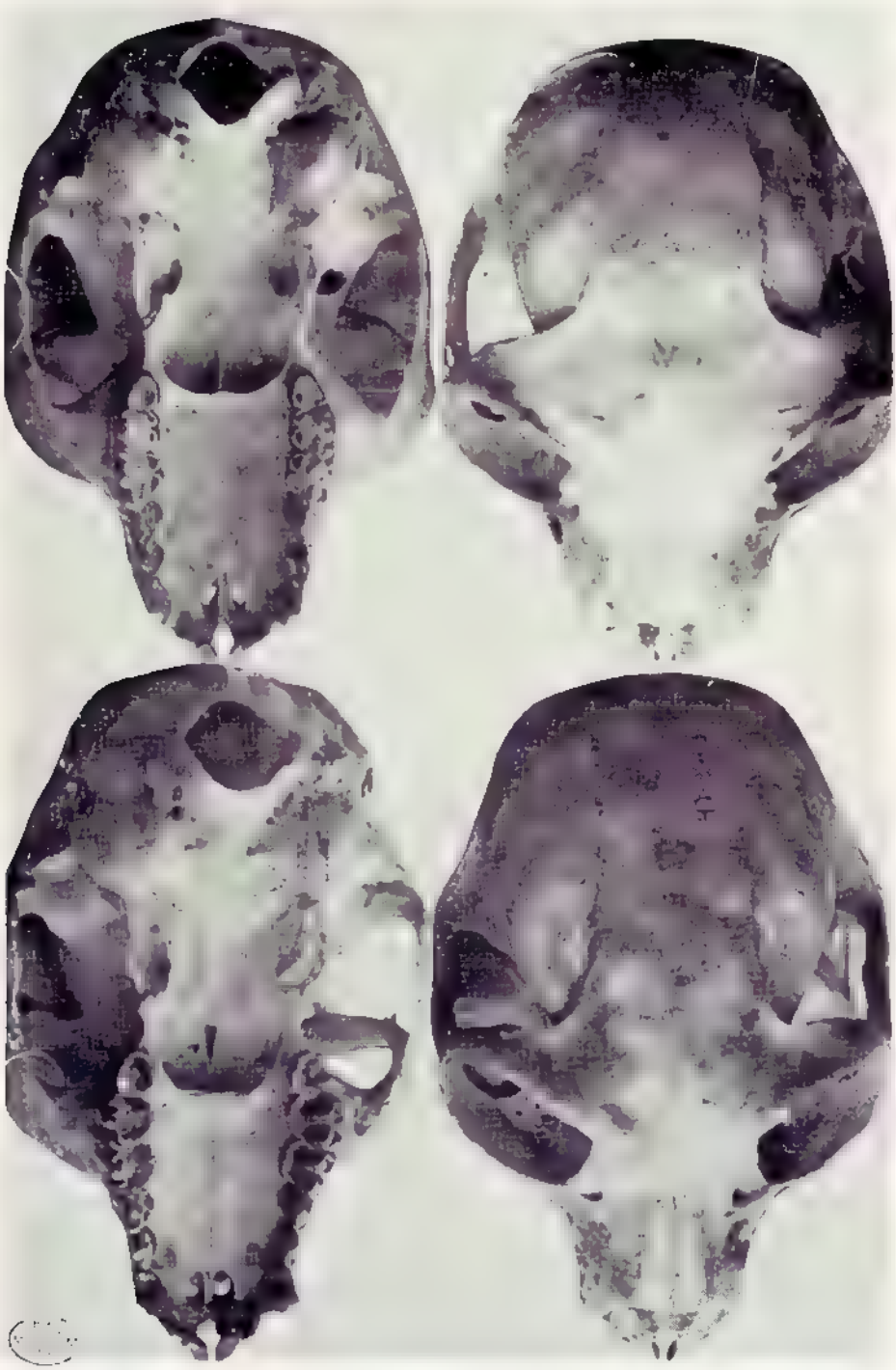


Fig. 155, en haut : crâne de *Propithecus diadema edwardsi*; en bas : crâne de *Propithecus verreauxi coronatus* grandeur nature.

Source : MNHN, Paris

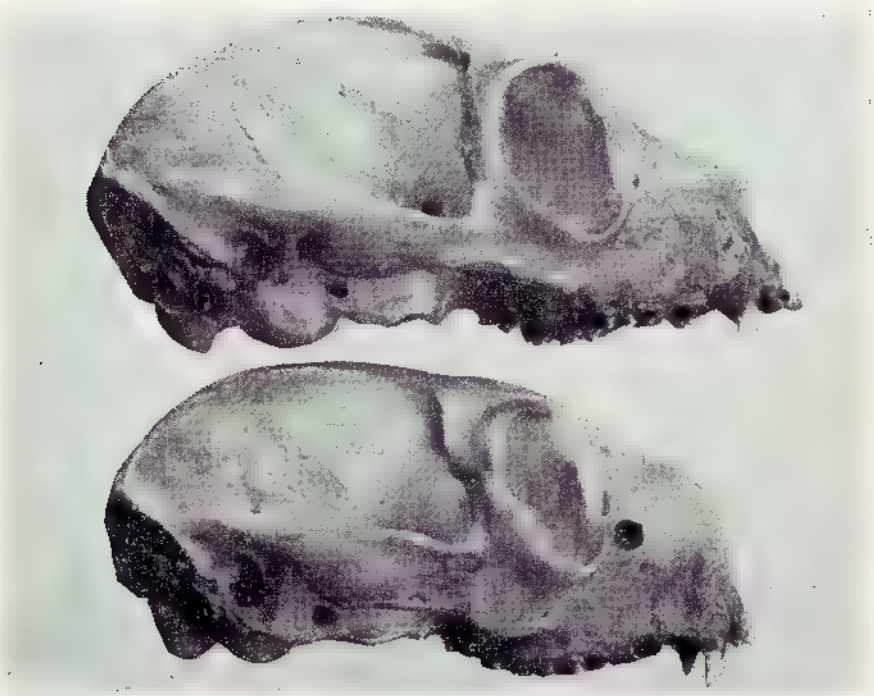


Fig. 156, en haut : crâne de *Propithecus diadema edwardsi* ; en bas : crâne de *Propithecus verreauxi coronatus*. Grandeur nature.

Les *P. diadema* ont généralement aussi une position assise identique, mais, au repos, la tête repliée vers l'avant s'appuie sur la poitrine ce qui semble en rapport avec une longueur du corps plus grande.

— Quand ils sont à terre, posés sur leurs quatre membres, les *Propithecus* ont une posture voisine de celle des *Lepilemur* mais la torsion des mains par rapport à l'axe du membre est encore plus accusée et l'animal est incapable de marcher.

— Comme les *Lepilemur*, les *Propithecus* ont une tête très mobile qui peut effectuer un demi-tour sur son axe, ce qui compense la faible mobilité de leur corps quand ils sont accrochés à leur support et leur permet de regarder derrière eux sans bouger.

B - *Locomotion.*

(*a*) *Sauts de tronc en tronc* (fig. 158 et 159). — Les Propithèques peuvent cheminer à tous les niveaux mais ils fréquentent surtout un niveau moyen entre 4 à 6 m (inférieur pour *P. d. perrieri*). Leur locomotion se fait presque uniquement par sauts de tronc en tronc. Chez *P. verreauxi*, ce mode de déplacement ne provoque parfois pas de mouvements de feuillage et est presque silencieux. Chez *P. diadema*, au poids nettement plus élevé, il est beaucoup plus bruyant.

Source : MNHN, Paris

Fig. 157, *Propithecus verreauxi coquereli*. — Posture à l'arrêt agrippé à un tronc vertical.

Comme chez les *Lepilemur*, la progression rapide se fait par une série de bonds successifs d'un tronc à un autre. Pendant les grands sauts, le corps est complètement horizontal. Au moment, de l'arrivée, ce sont cependant les pattes postérieures qui touchent d'abord le support. Si l'animal ne s'arrête pas, une violente détente des membres postérieurs suivra immédiatement. A chaque saut le corps pivote généralement autour du support, ce qui lui permet de cheminer à peu près en ligne droite. Pour un cheminement rapide de cette façon, il faut toujours que les supports soient plus ou moins verticaux et les troncs choisis ont généralement une taille moyenne ou faible, aux environ de 10 à 20 cm. Si le Propithèque s'arrête, il amortit souvent son élan par flexion des membres au moment où il touche la branche et en laissant

Source : MNHN, Paris

pivoter son corps autour de cette branche. Ces sauts sont parfois considérables et dépassent souvent une longueur de 10 m chez *P. verreauxi*. Ils semblent pouvoir être encore plus importants chez *P. diadema*.

Contrairement à ce qui est de règle, chez les *Lemur*, la queue ne leur est que de peu d'utilité pendant le saut. Elle reste inerte et suit passivement l'animal. Cette queue est d'ailleurs très peu musclée et ne peut effectuer que deux mouvements : l'animal peut en relever la base lorsqu'il urine, agrippé contre un tronc; il peut également l'enrouler sur elle-même du côté ventral et la cacher ainsi entre ses cuisses lorsqu'il se repose.

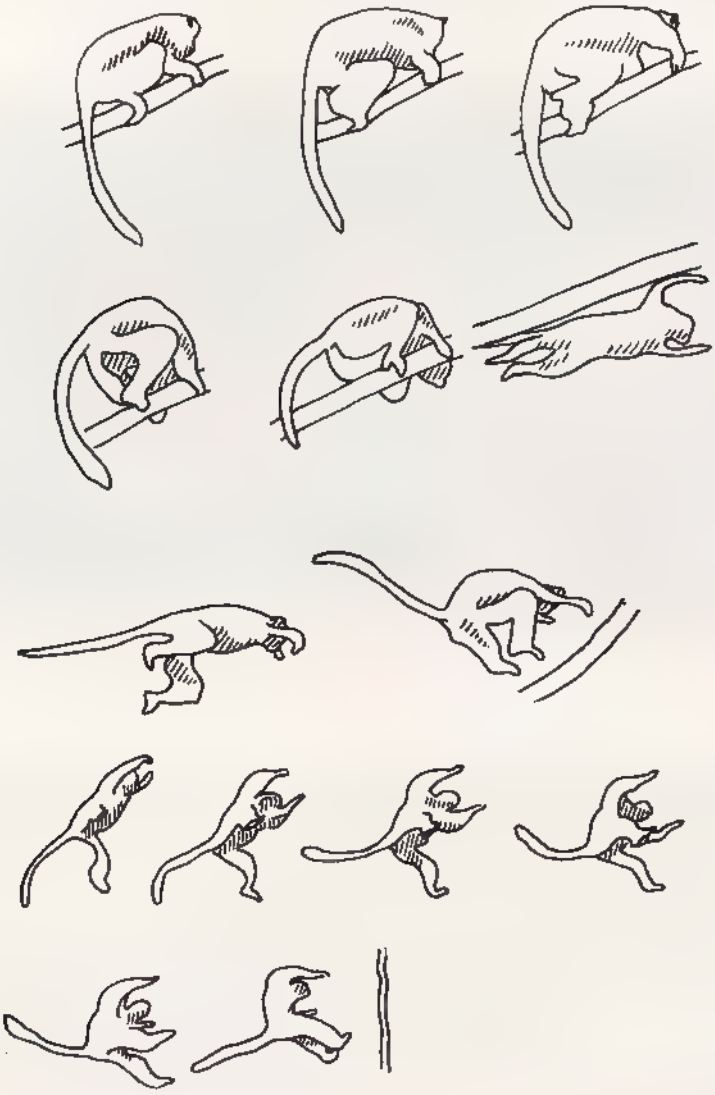


Fig. 158, *Propithecus verreauxi*. — Deux types de sauts (de gauche à droite et de haut en bas) (dessins d'après un film 16 mm).

Source : MNHN, Paris

Ce type de locomotion très particulier des Propithèques leur permet la pénétration dans des zones ou d'autres Lémuriens ne seraient pas à l'aise. C'est naturellement toujours dans les situations extrêmes que l'on peut trouver l'intérêt d'un type de locomotion; tel nous paraît le cas dans certaines zones de forêt pauvre du plateau sableux de l'Ankarafantsika *(P. v. coquereli)*, des forêts à *Didiereaceae* du Sud (*P. v. verreauxi*) et de la forêt de l'Analamerana au Nord (*P. d. perrieri*). Dans ces forêts, les arbres sont chétifs et presque dépourvus de branches horizontales. La plupart des *Lemur*, quand on les y rencontre, fréquentent peu souvent les zones où vivent les Propithèques; ils y sont gênés dans leur progression et préfèrent les zones plus humides où les arbres sont plus grands. Seul *Lemur catta*, qui descend souvent sur le sol dans les forêts du Sud et sait sauter, mieux que les autres, de tronc en tronc, peut survivre dans ce type de forêt (Sussman 1973).

Fig. 159, *Propithecus verreauxi coquereli*. — Saut avec départ en position retournée.

Le rôle de la prédation comme facteur sélectif de ce type de locomotion ne nous paraît pas non plus à dédaigner. En effet, lors de la poursuite d'une troupe de *Lemur* par un *Crytoprocta ferox*, la progression des 2 types d'animaux est tout à fait semblable. Ils cheminent horizontalement et il nous a paru que sur une courte distance le prédateur avait l'avantage dans la course, en suivant comme les Lémurs les branches horizontales et sautant d'une extrémité de branche à l'autre. Il n'en est pas de même avec les Propithèques. L'observation dans le Bongolava d'un groupe de *Cryptoprocta* (plusieurs mâles avec une femelle) que venait contempler, à environ 10 m, une famille de *Propithecus* nous a paru significative. Les Propithèques étaient sur leurs gardes, prudents, et manifestaient leur émotion par des grognements fréquents, mais ils ne fuyaient pas. Un *Crytoprocta* peut probablement les atteindre par surprise (ce qu'il fait de temps en temps selon les bûcherons) mais certainement pas en les poursuivant, tant leur type de locomotion est différent.

Source : MNHN, Paris

(*b*) *Locomotion en position bipède* (fig. 160 et 161). — Lorsqu'ils avancent lentement, les Propithèques cherchent à rester le plus possible en position verticale; ils sont alors en position bipède, se tenant avec les mains aux petites branches, comme le ferait un homme en équilibre sur une branche.

Lorsqu'ils descendent à terre, ils sautent par bonds successifs, les uns derrière les autres, en position bipède et les bras légèrement pliés et relevés, les mains restant au niveau de la tête.

Nous avons ainsi souvent vu des *P. verreauxi* traverser de grands espaces découverts en sautant de cette façon. De même, nous avons vu plusieurs fois des *P. verreauxi* et des *P. diadema* traverser une route dans cette position. Sur la route Morondava-Belo, il est même fréquent qu'ils se fassent ainsi écraser par les voitures.

Bien qu'ils soient très agiles et se déplacent assez rapidement de cette manière, les Propithèques sont, d'une façon générale, plus vulnérables quand ils se déplacent à terre et ils paraissent souvent ne quitter les arbres qu'avec hésitation. Nous avons pu observer longtemps ainsi un groupe de *P. v. coquereli* qui faisait des détours de plus de 100 m, lors du trajet journalier pour chercher des graines de Tamariniers, alors que quelques sauts sur le sol auraient permis de raccourcir considérablement leur itinéraire. La présence de chiens dans un village proche expliquait certainement ce comportement.

Dans les zones protégées, ou quand il s'agit d'animaux très familiers, il n'est cependant pas rare d'assister à de longues séances de jeux sur le sol, les animaux se poursuivant et luttant en se roulant par terre (film : Les Propithèques de Madagascar, Petter, 1972).

Il est intéressant de remarquer que ce type de progression bipède, s'il n'est généralement utilisé que sur le sol dans les forêts de petits arbres, peut aussi être employé pour progresser sur les gros troncs horizontaux dans les zones forestières qui s'y prêtent, comme c'est le cas par exemple des forêts galeries. C'est d'ailleurs certainement plus pour ce type de milieu où le saut en position bipède paraît extrêmement efficace, que pour la progression sur le sol, que cette forme de locomotion a dû être sélectionnée. Les Propithèques peuvent ainsi, pour une courte distance, atteindre une vitesse nettement supérieure à celle d'un Lémur et faire en outre des crochets, en rebondissant d'une branche horizontale à une autre, au lieu de suivre une ligne droite (voir film cité plus haut).

(*c*) *Autres types de locomotion.* — En dehors de ces formes de locomotion typiques, les Propithèques sont capables, aussi bien que les Lémurs, d'atteindre les plus fines branches pour en manger les bourgeons. Ils se suspendent par en dessous, utilisant parfois plusieurs brindilles pour soutenir leur poids, ou même laissent pendre leur corps verticalement, en se suspendant par les pieds.

Les Propithèques peuvent occasionnellement progresser par brachiation, le corps restant vertical et les mains se déplaçant l'une après l'autre. Nous n'avons cependant observé ce type de déplacement que lors de la recherche de la nourriture dans les fines branches et pendant un temps très court.

Quelquefois les animaux doivent se déplacer en posture quadrupède, par exemple pour changer de position; ils le font toujours maladroitement.

Ils grimpent aux lianes facilement comme nous grimpons à une échelle.

Source : MNHN, Paris

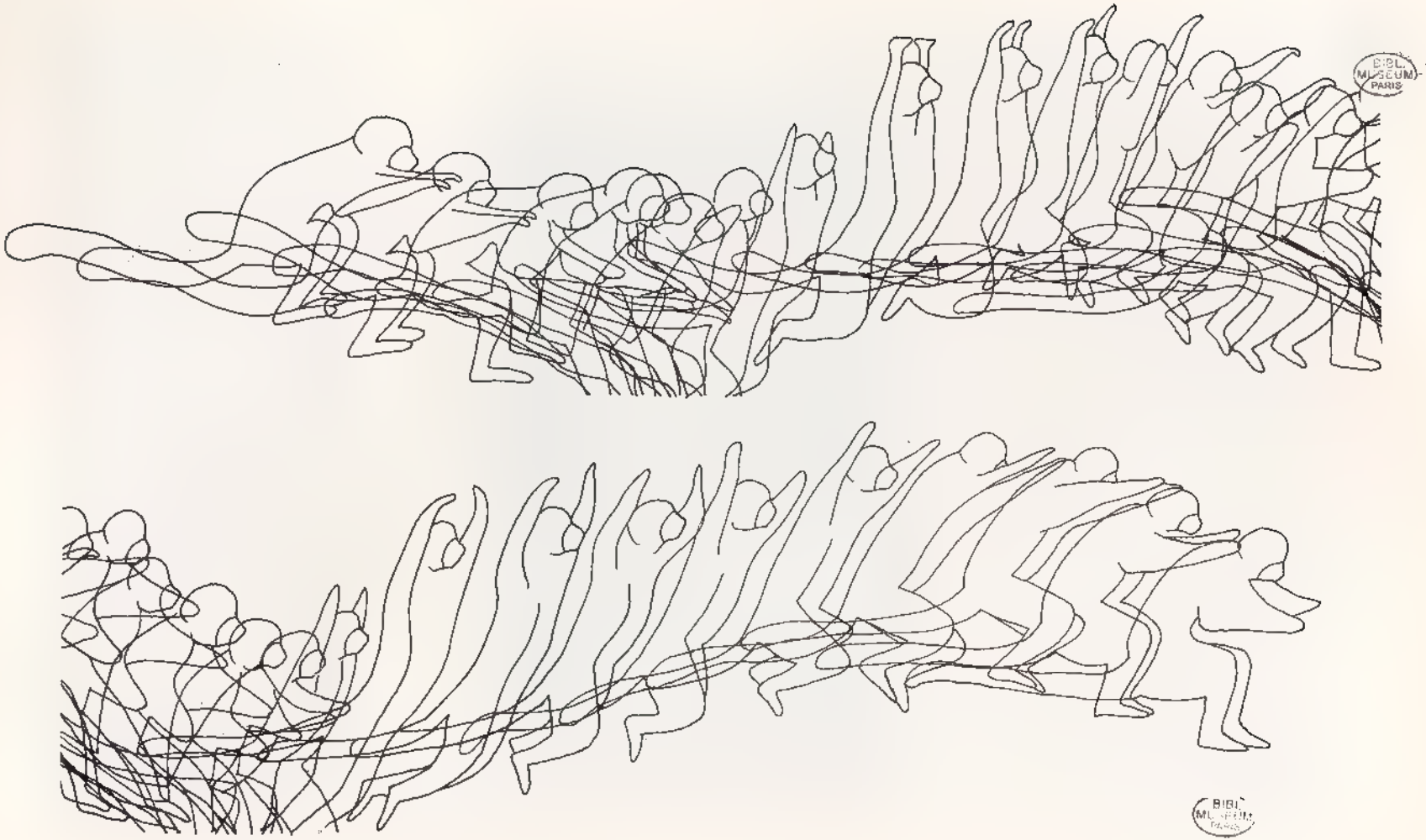

BIBL. MUSEUM PARIS

Fig. 160, *Propithecus verreauxi*. — Série de sauts en position bipède sur le sol (dessins d'après un film 16 mm).

Source : MNHN, Paris

C - *Manipulation.* — C'est chez ces *Indriidae* que la main atteint son maximum de spécialisation. Elle ressemble beaucoup à celle des *Lepilemur*, mais elle est relativement plus longue et étroite. Elle est nettement plus longue chez *P. diadema* que chez *P. verreauxi*.

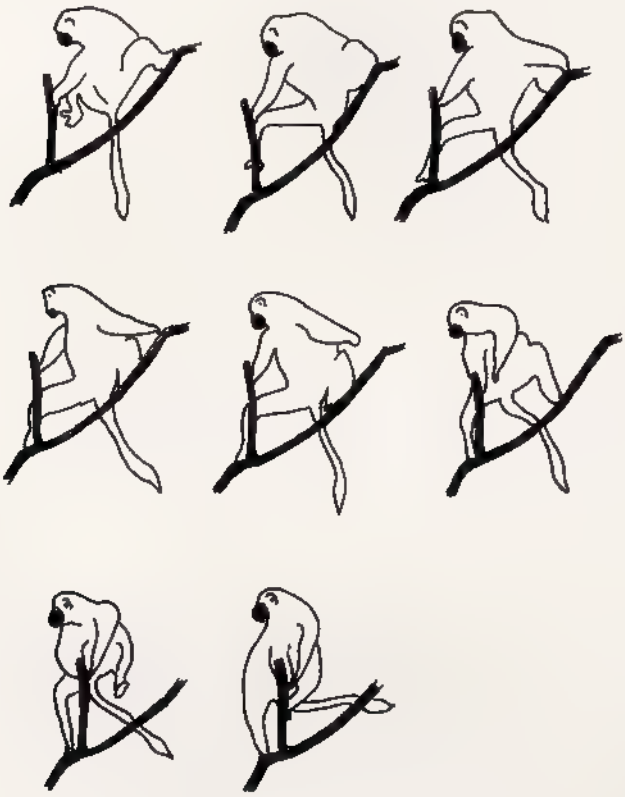


Fig. 161, *Propithecus verreauxi.* — Déplacement limité sur une branche. Le corps reste en position verticale (dessin d'après un film 16 mm).

Comme chez les *Lepilemur*, les mouvements de préhension pour saisir un petit objet sont assez mal coordonnés. Dans ces mouvements, le pouce reste peu opposable, et une graine ou une feuille est prise généralement entre les doigts et la paume, ce qui oblige l'animal, lorsqu'il veut les porter à la bouche, à faire un mouvement de pronation de l'avant-bras plus poussé.

En captivité, un Propithèque tient généralement ses aliments dans la main pendant qu'il mange mais il les saisit d'abord avec la bouche.

Source : MNHN, Paris

2. Rythme d'activité.

(*a*) *Dans la nature.* — Les Propithèques dorment pendant la nuit et sont actifs pendant la journée. Leur activité plus ou moins matinale semble souvent fonction de la température. Les premiers signes que nous avons notés pour *P. verreauxi* (série d'aboiements puissants) se situent à 6 h 10 en avril (au début du jour). A partir de 6 h 45 à cette époque les cris sont très fréquents, mais les animaux peuvent se manifester vocalement tout en restant dans leur dortoir nocturne. Pendant l'hiver nous n'avons jamais vu de Propithèques en mouvement avant 7 heures.

Pendant l'été (janvier) un groupe de *P. verreauxi* observé à plusieurs reprises, pendant la nuit, avec une lampe électrique, a commencé à se déplacer dès 5 h 16 aux premières lueurs du jour. Nous en avons vu aussi en train de manger à 6 heures, le 27 et le 29 février.

Les Propithèques peuvent cependant commencer leur activité beaucoup plus tard lorsque la température est plus fraîche, comme en témoigne l'exemple d'un groupe de *P. verreauxi* observé en août et qui resta en position de repos nocturne jusqu'à 8 h 15.

L'horaire de leurs activité n'est pas aussi aisé à établir que pour les Lémurs; l'amplitude et le nombre de leurs déplacements varie selon les jours. Le matin, dès leurs premiers déplacements, les *P. verreauxi coquereli* que nous avons pu observer au cours de plusieurs séjours dans l'Ankarafantsika, mangeaient généralement pendant quelques minutes, puis restaient immobiles au soleil. Ils se déplacaient ensuite et mangeaient activement entre 9 heures et 10 heures ou 10 h 30, puis restaient peu actifs jusque vers 13 heures ou 13 h 30. Ils se déplaçaient alors à nouveau et mangeaient jusqu'aux environs de 16 heures. Après 16 heures, leur activité diminuait et ils se déplaçaient un peu en mangeant avant de trouver un dortoir où ils s'installaient sur une branche à 4 ou 5 m du sol. Ils pouvaient alors passer un moment à se lécher en attendant la nuit. En août nous avons observé un groupe déjà installé pour la nuit à 16 heures, mais ceci est l'exception et les Propithèques ne cessent généralement leur activité que beaucoup plus tard (17 h 30 le 12 août, 17 h 45 le 28 janvier et même à 18 heures le 10 août).

Il y a beaucoup d'exceptions à ce schéma, notamment pour le milieu de la journée où les animaux peuvent être souvent très actifs malgré la forte chaleur, suivant les endroits où ils se trouvent. Un groupe peut rester presque toute la journée à la même place, ou faire au contraire une grande randonnée. Pendant les fortes pluies qui durent parfois des journées entières, les animaux peuvent rester engourdis, immobiles toute une journée sans manger.

Des observations assez comparables ont été réalisées par Jolly (1966) sur *P. v. verreauxi.*

Grâce à de nouvelles études plus détaillées (Richard 1973) l'activité de deux sous-espèces, *P. v. coquereli* et *P. v. verreauxi*, vivant respectivement dans le Nord-Ouest et dans le Sud, a pu être comparée et étudiée en fonction de la saison.

En janvier, au milieu de l'été, le soleil se lève vers 5 h 30 dans la zone Nord-Ouest comme dans le Sud. Il se couche vers 18 h 30 dans le Nord et vers 19 heures dans le Sud.

Source : MNHN, Paris

En juillet (au milieu de l'hiver), au contraire, il se lève vers 6 h 30 dans la zone Nord-Ouest et seulement vers 7 heures dans le Sud; tandis qu'il se couche dans le Nord comme dans le Sud aux environs de 17 h 30. Il est normal que le rythme d'activité des animaux soit influencé par ces différences.

Richard a ainsi observé que, pendant la saison humide, un pic d'activité consacré au repas existait entre 7 et 9 heures puis que l'activité diminuait jusqu'à midi. Une reprise de l'activité avait lieu entre 13 et 14 heures avec un pic en fin d'après midi. Dans le Nord 37 % du temps était occupé ainsi, dans le Sud 32,8 % seulement. Pendant la saison sèche, l'activité commençait plus tard et finissait plus tôt, avec, dans le Nord, un arrêt total à midi (quoique moins marqué que pendant la saison humide) et dans le Sud une augmentation progressive d'activité jusqu'à midi puis une décroissance symétrique dans l'après-midi.

Dans le Nord 30,3 % du temps était occupé ainsi, dans le Sud 24,2 % seulement.

Les séances de repos durent, selon les observations de Richard, un temps variable suivant la saison :

Pendant la saison sèche : au Nord 61,5 % du temps, au Sud 69,5 %. Pendant la saison humide : au Nord 50 % du temps, au Sud 56 %.

Comme le remarque Richard, les changements et l'augmentation d'activité pendant la période humide sont certainement liés à l'augmentation de la durée des jours mais les animaux bougent à cette période déjà pendant le demi-jour avant le lever du soleil et le soir après son coucher. Ceci contraste avec la saison sèche où les animaux bougent rarement avant 2 ou 3 heures après le lever du soleil et s'installent pour la nuit 3 heures avant le coucher du soleil.

On peut donc remarquer que chez ces animaux, contrairement au cas des Lémuriens nocturnes, les niveaux lumineux ne jouent pas un rôle important pour induire le début et la fin de la période d'activité.

Richard a observé aussi que les animaux passaient plus de temps au soleil pendant la saison sèche que pendant la saison humide et qu'ils restaient au soleil surtout le matin tôt, aussi bien en saison sèche qu'en saison humide, dans la région Nord-Ouest comme dans le Sud. Ceci peut simplement s'expliquer par la diminution de l'ombre pendant la saison sèche (puisqu'il y a moins de feuilles), mais aussi par la diminution des heures de soleil à cause des nuages pendant la saison humide (cette diminution est d'ailleurs compensée en partie par l'allongement des jours). En fait, Richard le souligne et nous l'avons observé très souvent aussi, pendant la saison sèche, la température peut s'abaisser assez fortement durant la nuit et les animaux ont besoin de s'exposer assez longtemps au soleil pour se réchauffer.

L'ensemble de nos observations sur *P. d. diadema* faites avec Peyrieras dans la nature, pendant de très courts séjours dans la forêt de l'Est, montre que ces Propithèques sont actifs dès le matin, et qu'ils ont une période de repos au milieu de la journée (tous les animaux vus entre 12 et 14 heures étaient au repos et reprenaient leurs activités entre 2 et 5 heures).

P. d. perrieri a par contre des habitudes un peu différentes. Ce Propithèque semble fuir le soleil et recherche généralement l'ombre. Il est probable que son pelage noir le rend moins apte à subir une exposition prolongée au soleil.

Source : MNHN, Paris

(*b*) *En captivité.* — Par beau temps, à Tananarive, c'est généralement entre 7 h 15 et 7 h 30, au moment où les premiers rayons du soleil atteignent une partie de leur cage, que le premier *P. verreauxi* saute de son abri pour s'y exposer, mais souvent cependant, ils commencent dès 7 h 30 à bouger et à s'installer dans la partie découverte de leur abri, se léchant un peu mutuellement ou inspectant le voisinage.

Par mauvais temps où quand, du fait des nuages, le soleil se lève plus tard, l'heure du réveil est reculée, surtout pour les adultes qui, après être restés un moment dans la partie découverte de leur abri vers 7 h 30, peuvent y rentrer à nouveau pour s'installer à l'une de ses extrémités pendant une demi-heure ou une heure.

Le soir tous rentrent dans leur abri dès que le dernier rayon de soleil a quitté la cage.

Contrairement à la plupart des Lémuriens, les *P. verreauxi* sont actifs pendant la presque totalité de la journée, souvent même parfois en plein midi quand tous les *Lemur* dorment dans les autres cages.

L'observation des *P. d. perrieri* en captivité confirme les remarques faites dans la nature. Contrairement à *P. d. diadema* qui cherche à se mettre souvent au soleil dans sa cage, ce Propithèque tout noir cherche à rentrer dans son abri dès que le soleil est assez fort et, contrairement à *P. verreauxi*, il fréquente volontiers un enclos extérieur pendant les périodes de pluies.

3) Abri. — Les Propithèques, comme les autres *Indriidae*, ne possèdent pas d'abri permanent dans la nature. Ils passent la nuit assis sur une branche. Parfois, quand il fait froid, ils se tiennent étroitement serrés les uns contre les autres, le dos de l'un s'encastrant entre les cuisses du suivant. L'arbre dortoir choisi n'est pas toutes les nuits le même.

4) Régime alimentaire.

(*a*) *Période des repas.* — Comme nous l'avons vu, les *P. verreauxi* adultes, aussi bien dans la nature qu'en captivité, se nourrissent de préférence à certaines heures de la journée, principalement le matin entre 8 et 10 heures, vers midi et le milieu de l'après-midi.

Selon Richard (1973), le rythme des repas est différent pendant la saison sèche et pendant la saison humide : pendant la saison humide, les Propithèques font un repas le matin et un repas l'après-midi (chacun durant 1 à 3 h). Ils bougent beaucoup plus chaque jour et se nourrissent pendant plus longtemps mais en consommant moins d'espèces. Pendant la saison sèche, il n'y a qu'un repas principal à midi. Les animaux ne parcourent alors que de petites distances tous les jours et se nourrissent par petites périodes mais d'une plus grande variété d'espèces végétales.

Dans le Sud, en outre, les animaux semblent se nourrir pendant de plus courtes périodes chaque jour, durant la saison sèche.

Source : MNHN, Paris

(*b*) *Manière de se nourrir.* — Les postures que les Propithèques adoptent dans la nature pour se nourrir sont très variables. Avec plus ou moins de difficultés, ils peuvent toujours atteindre les fruits et bourgeons qu'ils convoitent. Mais, quand ils s'éloignent lentement des troncs verticaux, ils semblent toujours assez maladroits et se déplacent avec précaution, en gardant le plus possible le corps en position verticale (voir Locomotion).

Dans la nature, les Propithèques prennent presque toujours leur nourriture directement avec la bouche, mais ils utilisent souvent leur main pour rapprocher un fruit ou une graine et tirer une branche vers eux.

Contrairement aux *Lemur*, nous ne les avons jamais vus dans la nature transporter un fruit qu'ils avaient cueilli. En captivité cependant, *P. d. perrieri* prenait souvent un fruit dans sa mangeoire et l'emportait dans sa bouche pour aller le manger sur une branche.

Les *P. diadema*, selon le témoignage des bûcherons, se tiennent souvent au pied des arbres dans le sous-bois forestier pour manger des petites Graminées qui couvrent le sol. Nous en avons, en fait, plusieurs fois observé près du sol sans pouvoir deviner leur activité.

(*c*) *Régime.* — Les Propithèques ont une nourriture assez variée, mais uniquement végétale. Ils se nourrissent de bourgeons, de jeunes pousses, de feuilles, de fleurs, de fruits, de gommes et d'écorces ou de bois mort.

Dans la nature, nous avons vu ces animaux goûter à de nombreux fruits, mais dans certaines régions du Sud et de l'Ouest, ceux du Tamarinier, au moins pendant une partie de l'année, semblent être le principal aliment des *P. verreauxi*. Ils passent tous les jours, de longues périodes à manger dans ces arbres qui sont assez nombreux dans tout l'Ouest et le Nord, et atteignent souvent d'énormes dimensions. Dans l'Ouest, c'est souvent les Baobabs (bourgeons et jeunes feuilles) qui leur fournissent l'essentiel de leur nourriture.

En fait, beaucoup d'observations montrent que les Propithèques peuvent exploiter de très nombreuses espèces d'arbres aussi bien dans l'Est que dans l'Ouest et le Sud. La détermination de ces espèces est souvent très délicate, particulièrement d'août à décembre, dans l'Ouest, alors que la plupart des arbres sont nus.

Cette période est probablement très importante pour la limitation des populations et certains arbres tels les Manguiers ou les Baobabs, dans l'Ouest et le Sud, fournissent alors souvent, par leurs bourgeons, l'essentiel de leur nourriture.

Nous avons aussi, bien que rarement, observé dans l'Ouest des *Propithecus verreauxi* en train de se nourrir de gommes qu'ils raclaient avec leurs incisives sur le tronc de certains arbres. Ce type de nourriture est peut-être d'une grande importance en certaines périodes très sèches où la forêt est presque dépourvue de feuilles et de bourgeons.

Jolly (1966) a pu déterminer 18 espèces de plantes consommées par les *P. v. verreauxi* dans la réserve de Berenty, mais dans cette forêt ce sont les *Tamarindus indica* (ou Kily) qui représentent l'aliment stable au cours de l'année. Les fèces des animaux contenaient les graines qui avaient été avalées, seule la fine pellicule qui les recouvrait ayant été digérée. Les autres espèces recherchées étaient *Celtis bifida* pour leurs fruits en mars et avril, et les *Acacia* pour leurs bourgeons en août.

Source : MNHN, Paris

Selon les observations de JOLLY, les Propithèques mangeaient les fruits de 55 % des espèces pendant environ 65 % des observations. Ils mangeaient les feuilles de 70 % des espèces mais seulement pendant 25 % des observations. Ils mangeaient peu de bourgeons et de fleurs, sauf en août.

Les Propithèques n'ont jamais été observés en train de manger un Insecte, ni un autre animal.

RICHARD dans une étude approfondie (1973) a pu déterminer avec une précision assez grande le régime de *P. v. verreauxi* dans le Sud et celui de *P. v. coquereli* dans le Nord-Ouest et leurs variations avec la saison. Elle a ainsi pu montrer que les deux groupes qu'elle observait dans le Nord avaient consommé au cours de l'année : l'un au moins 88 espèces de plantes (dont 5 lianes), l'autre au moins 102 espèces (dont aussi 5 lianes). Les deux groupes observés dans le Sud ont consommé respectivement au moins 79 espèces, dont 15 lianes, et au moins 65 espèces, dont 13 lianes.

Le nombre moindre d'espèces consommées dans le Sud s'explique; la canopée y est essentiellement constituée par deux ou trois espèces.

RICHARD a aussi pu remarquer une variation régionale dans l'alimentation et cette variation ne serait pas due à des différences dans la composition de la forêt. Ainsi, il n'existe que deux espèces *(Commiphora pervilleana* et *Rothmannia decaryi)*, qui sont consommées dans les deux zones d'étude.

La première sert d'aliment aux deux groupes étudiés dans le Nord-Ouest, mais les groupes du Sud ne passent pas plus de 1 % de leur temps à en manger. Au contraire, la seconde est abondamment consommée dans le Sud alors qu'elle l'est faiblement dans le Nord-Ouest. De plus, dans le Sud, les animaux n'en mangent que les fruits tandis que dans le Nord-Ouest ils n'en mangent que les fleurs blanches.

Seules deux autres espèces végétales *(Cedrelopsis grevei* et *Baudouinia fluggeiformis)*, sont présentes dans les deux zones. Les groupes du Sud passent 1 % de leur temps à manger la première tandis qu'ils ne consomment pas la seconde; inversement les groupes du Nord-Ouest mangent souvent la deuxième tandis qu'ils ne touchent pas à la première.

Il existe, en outre, ce qui est bien explicable, une variation saisonnière dans le choix des parties des végétaux qui sont consommées. C'est ainsi que les fleurs d'*Alluaudia ascendens* et d'*A. procera* forment une grande partie de l'alimentation, en septembre, dans le Sud.

Au début de la saisons sèche, il y a augmentation du pourcentage de temps consacré à consommer des feuilles adultes et cette consommation continue à augmenter ensuite.

Dans le Sud, en septembre, le régime est composé d'une grande proportion de jeunes feuilles, tandis que, en juin, la proportion de jeunes feuilles est inférieure à 5 %.

Dans le Nord, le pic de consommation de jeunes feuilles se situe au début de la saison humide.

Source : MNHN, Paris

Dans le Sud, les animaux consomment assez souvent des écorces ou du bois mort (un animal, dans le film cité plus haut, peut être vu, arrachant avec ses prémolaires et rongeant des morceaux de bois mort dont il gratte la partie interne avec ses incisives). RICHARD signale aussi ce fait pour les animaux du Nord-Ouest qui exploitent ainsi des troncs morts, en passant un temps relativement considérable à ce travail. Ils y trouvent peut-être des tannins ou des sels minéraux indispensables. Une analyse d'un tel tronc serait intéressante pour le préciser. Selon RICHARD, dans le Nord, pendant la saison humide, ce bois semblait le composant le plus abondant du régime.

Dans le Nord, comme dans le Sud, RICHARD a vu les animaux consommer des écorces et du cambium d'*Operculicarya decaryi*. Au début de septembre, ils passaient 15 % de leur temps à attaquer les troncs avec leurs incisives en forme de gouge, et laissaient sur les troncs des traces d'un centimètre de profondeur et de 4 cm de long.

Chaque bouchée ainsi enlevée était mâchée avec les molaires et prémolaires (des morceaux de bois analysés contenaient 74 et 81 % d'eau).

Dans le Nord, RICHARD a vu les animaux attaquer l'écorce de *Commiphora pervilleana* avec les incisives et les prémolaires et la manger.

Le grand intérêt du travail de RICHARD est de montrer la relative plasticité alimentaire de ces animaux, dont une même forme sait s'adapter aux changements de climat saisonnier, des formes différentes pouvant en outre avoir des habitudes alimentaires originales; il serait intéressant d'ailleurs de pouvoir analyser ces différences de régime entre des formes aussi dissemblables au point de vue chromatique (donc pour leur thermorégulation), que *P. d. diadema* et *P. d. perrieri*. RICHARD émet l'hypothèse que le déclin de la productivité végétale entraîne une diminution de la quantité alimentaire ingérée, ce qui se traduit par une diminution d'énergie et entraîne les animaux à bouger moins.

Non seulement des particularités du comportement peuvent aider les régulations physiologiques, mais la souplesse de régulation qu'elles permettent autorise la sélection de la couleur la mieux adaptée au climat local. Le cas de *P. d. perrieri* au pelage tout noir mais au comportement particulier en est un bon exemple.

Il serait possible, comme le fait RICHARD (1973) en comparant ses données à celles de JOLLY (1966), d'admettre aussi une influence de la quantité d'aliments disponibles (en comparant la zone Nord-Ouest et la zone Sud) sur l'importance plus ou moins grande des « domaines vitaux » (comprenant des zones de chevauchement où plusieurs groupes peuvent se rencontrer) et des « territoires » (domaine défendu et réservé au groupe). Dans ce cas, les petits « domaines vitaux » dans le Nord s'expliqueraient par une disponibilité alimentaire importante disséminée et constante tandis que les « domaines vitaux » plus grands, observés dans le Sud, seraient imposés par l'existence d'une période critique à la fin de la période sèche, au cours de laquelle, un vaste domaine devient nécessaire.

Cette question est encore très floue car malheureusement beaucoup de zones d'études sont plus ou moins dégradées et il est possible que ces modifications aient entrainé un changement (momentané, si ces zones pouvaient être soustraites à l'influence humaine) dans la structure sociale (cas des groupes comprenant un nombre d'animaux supérieur à 4 ou 5).

Source : MNHN, Paris

En captivité, les *Propithecus verreauxi* et *diadema* acceptent des feuilles et de l'écorce de Manguier et d'Eugénia, des feuilles de bambou, des carottes, de la salade, du riz salé, du pain, des cacahuètes et des fruits divers (bananes, mangues, litchis, oranges, pommes...).

Contrairement aux Lémurs, ils aiment assez peu les bananes et paraissent préférer généralement les fruits acides ou peu mûrs aux fruits très sucrés.

5) Reproduction. — L'accouplement des *P. verreauxi* a lieu de janvier à mars. La gestation dure environ 5 mois et il n'y a qu'un jeune. Les naissances ont lieu de mai à août.

Plusieurs études de terrain assez prolongées (Petter 1962; Jolly 1966; Richard 1973) ont permis de recueillir de nombreuses informations qui permettent de mieux connaître le comportement des Propithèques au cours de leur reproduction. Le travail de Richard sur *P. verreauxi* est le plus complet.

Richard a pu, en effet, observer sur le terrain durant toute une année le comportement de plusieurs groupes et enregistrer, particulièrement sur l'un d'entre eux, les changements au cours du cycle.

Elle distingue ainsi, à la fin de janvier, une augmentation de l'activité des animaux en même temps qu'elle constate, entre le 26 et le 28 janvier, une légère enflure transitoire de la vulve de la femelle. Une même augmentation d'activité est vue (sans modification de la couleur de la vulve) en février et pendant les dix premiers jours de mars.

C'est ce qu'elle appelle l'activité précopulatoire; l'accouplement ayant été observé en mars.

Pendant cette période d'environ six semaines, elle a observé une augmentation du « marquage », une soudaine propension des mâles à sortir de leur « territoire » et à faire de longues et nombreuses incursions dans celui des groupes voisins, une augmentation des disputes à l'intérieur même du groupe et une augmentation des rencontres entre groupes.

Ces différentes activités présentèrent un pic de fréquence pendant les quatre jours de la période d'accouplements.

Plusieurs accouplements ont été observés par Richard entre le 3 et le 6 mars, vers le milieu de la matinée. Ils se passèrent toujours sur un tronc vertical. Le mâle montait dorsalement la femelle qui était en position accroupie et dont il entourait les jambes avec ses bras. Pendant ce temps, il tenait le tronc sous la femelle avec ses pieds. La femelle gardait la queue enroulée et légèrement sur le côté pendant la copulation. D'autres observations ont montré quelques variantes; le mâle tenait par exemple les bras de la femelle avec ses mains.

Au moment de l'accouplement, comme pour *L. catta*, plusieurs mâles peuvent essayer de se faire accepter par une femelle. Elle les chasse le plus souvent mais il peut y avoir une compétition assez vive et Richard a notamment observé des interruptions dans la copulation et même un mâle qui mordait la queue de celui qui s'accouplait ainsi qu'un essai de monte entre deux mâles.

Les batailles entre mâles peuvent être sévères à cette période. Elles se traduisent par des plaques de fourrure enlevées, des oreilles déchirées ou des blessures

Source : MNHN, Paris

variées. RICHARD a observé un mâle dont le museau avait été blessé jusqu'à l'os, la suppuration dura deux jours et après un mois on ne voyait à peu près plus rien.

Les observations très régulières de RICHARD lui permettent de considérer qu'il n'y a pas plus d'une période de vrai œstrus pendant la saison de reproduction, mais qu'une période de pseudo-œstrus (comme celle observée par JOLLY en 1966 sur *Lemur catta*) précède l'œstrus. La période de gonflement de la vulve observée fin janvier sur une femelle serait un proœstrus 37 jours avant l'œstrus.

RICHARD trouve une preuve de l'existence d'une seule période d'œstrus dans la relative synchronisation des naissances. En effet, la gestation dure environ 130 jours (PETTER-ROUSSEAUX 1962). La longueur du cycle œstrien est inconnue, mais est probablement voisine de celle des *L. catta*, soit 33 à 35 jours (EVANS et GOY 1968). S'il y avait eu deux œstrus, un deuxième pic de naissances aurait existé cinq semaines après le premier, or les naissances ne s'étalaient, en 1970 et 1971, que sur 21 jours.

Les Propithèques ne seraient donc pas polyœstriens, au moins dans la nature.

Une synchronisation étroite avec les conditions du milieu est nécessaire pour la survie des jeunes. Les accouplements se situent à la fin de la saison humide, la gestation dure de la fin de la saison humide jusqu'à la moitié de la saison sèche, les naissances ont lieu au milieu de la saison sèche et le jeune tête sa mère jusqu'au début de la nouvelle saison humide. C'est alors qu'il peut apprendre à se nourrir seul.

RICHARD montre d'ailleurs une grande similarité à ce point de vue entre *L. catta* et *P. verreauxi* : la réceptivité des femelles est à peu près semblable, elle est en effet de 36 h pour *L. catta* dans la nature (JOLLY 1966) et les observations en captivité indiquent une réceptivité des femelles de 10 à 24 heures pour ce Lémur (EVANS et GOY 1968) comme pour les *Lemur fulvus* de nos élevages.

Selon RICHARD, il semble qu'il y ait une certaine sélection du mâle de la part des femelles. Elles n'autorisent semble-t-il l'approche que par un mâle normalement dominant, ou par un mâle qui a conquis ce titre par combat. Cette période permet donc aux mâles dominants de le rester et à certains mâles dominés de devenir dominants après un combat. Ayant chassé un autre mâle du groupe, un mâle peut rester dominant dans ce groupe, ou prendre cette place dans un autre groupe après en avoir combattu le mâle. Il y aurait donc ainsi des échanges entre groupes voisins, permettant le mélange des gènes.

La sélection favoriserait donc la combativité, la force et l'endurance, ce dernier caractère étant particulièrement important, comme le fait remarquer RICHARD, à une époque où les disponibilités alimentaires diminuent.

Selon RICHARD, la période de l'accouplement correspondrait ainsi à une coupure dans une structure sociale normalement rigide, et se manifestant surtout par une dominance orientée par l'alimentation.

Plusieurs naissances ont pu être observées en captivité. Le comportement de la mère à même pu être filmé juste après la naissance du jeune (PETTER, 1962, film Les Lémuriens de Madagascar). A la naissance, le jeune est moins développé que le petit *Lepilemur*, mais il est cependant couvert de poils. Il a les yeux ouverts et sait s'agripper au pelage de sa mère. La mère mange immédiatement le placenta.

Source : MNHN, Paris

Le cordon ombilical est sectionné à environ 10 cm du ventre du jeune et pendant 2 jours la mère passe beaucoup de temps à le lécher et le mordiller. Il finit par se dessécher. La mère au moment de la naissance et surtout pendant les premiers jours du jeune, se tient assise sur une branche avec le corps en cuvette. Elle lèche le jeune très fréquemment en lui massant le ventre et en aspirant ses excrétions. Elle se déplace cependant assez facilement, laissant le jeune se retenir tout seul accroché au pelage de son ventre. Richard (1973) a pu assister dans la nature à une naissance le 16 juin 1970 vers 15 heures. La mère était à 16 m de haut, assise sur une branche horizontale et se léchait la région génitale avec application en se penchant en avant tout en gardant les membres postérieurs écartés. Elle était à environ 13 m des autres qui continuaient à manger. Le jeune a été observé en train de ramper sur le ventre de la mère; celle-ci l'a léché 10 secondes puis a léché sa région génitale et s'est mise à manger son placenta en le tenant dans la main. Une demie heure après, elle fut observée en train d'en manger une autre partie.

Un quart d'heure après la naissance, la mère s'est déplacée, en se suspendant par les bras, sans aider l'enfant qui pendait accroché transversalement au pelage de son ventre.

Elle a ainsi rejoint les autres membres du groupe en faisant un saut de 7 m. Un mâle et un autre adulte se sont assis à côté d'elle mais semblaient l'ignorer ainsi que son petit (ce qui contrastait avec l'intérêt qu'ils manifestèrent plus tard au jeune). La mère a continué à lécher le jeune, à mordiller le cordon et à lécher sa région génitale jusqu'à la nuit.

Le jeune s'accroche d'abord transversalement sur le ventre de sa mère, puis, vers l'âge de un mois, il commence à se tenir sur son dos. La mère n'en semble nullement gênée dans ses sauts. Ce n'est qu'à l'âge de 3 à 4 mois qu'il peut la suivre. Le Propithèque a donc un développement nettement plus lent que le Lémur.

Chez *P. diadema* les naissances ont lieu en septembre-octobre. La durée de gestation est probablement identique à celle de *P. verreauxi* mais il semble, d'après le témoignage des bûcherons, que le comportement des parents au moment de la mise-bas soit différent. Cette mise bas se produirait sur le sol dans une zone aménagée. Les animaux seraient alors très agressifs; aucun renseignement précis n'a cependant pu encore être recueilli pour confirmer ce témoignage, mais il est tout à fait probable qu'un comportement agressif se développe chez la femelle à cette période, comme nous avons pu l'observer chez une femelle, *d'Hapalemur* en captivité.

E et F : Variantes du même grognement « ou-arr » ou « yououou-arr » émis périodiquement par les individus d'un groupe de *P. d. perrieri* et correspondant à un signal de cohésion (4 000 *Wide* V. n.).

G : Grognements d'alerte en 2 temps caractéristiques de *P. diadema perrieri*. Ces cris, sortes de « on-i », émis en longues séries et séparés par des intervalles d'environ 0,3 seconde ont une intensité variable (4 000 *Wide* V. n.).

Source : MNHN, Paris

6) Moyens d'intercommunication.

A - *Signaux auditifs* (fig. 162). — Les manifestations vocales des deux espèces de Propithèques semblent nettement plus variées que celles des *Avahi*.

(*a*) *Cris de contact et de recherche du contact.*

Cri du jeune. — Une sorte de faible cri aigu, ressemblant un peu, en plus faible, au cri agressif d'un Microcèbe, est émis par le jeune pour attirer l'attention de la mère. Elle le lèche alors immédiatement pour le calmer. Il pousse un même cri en plus strident lorsqu'elles essaye de l'arracher à sa fourrure pour le lécher. Le jeune peut aussi émettre une plainte assez grave et une sorte de ronflement ressemblant à celui d'*Avahi*.

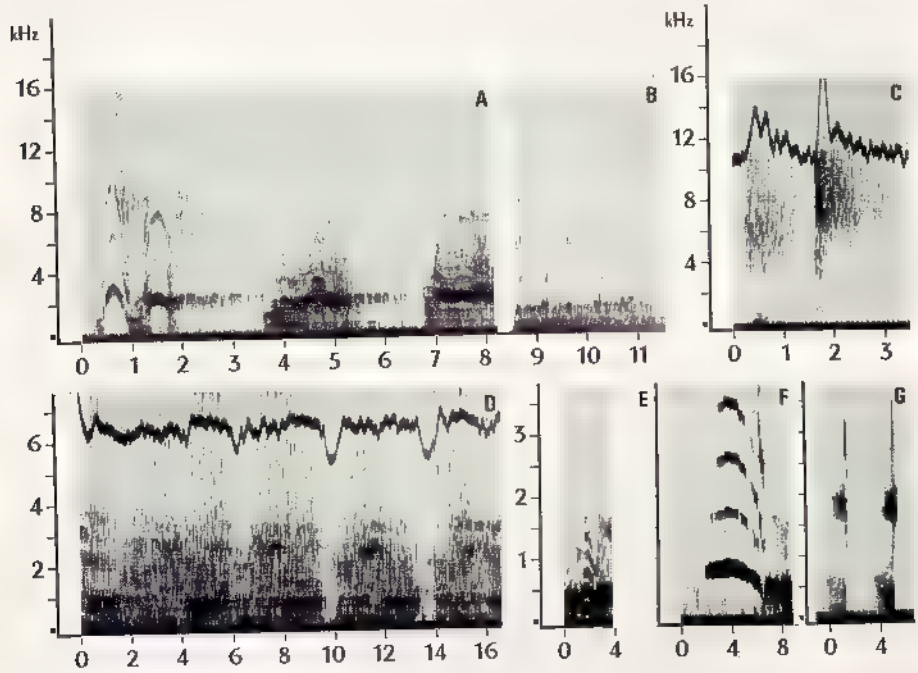


Fig. 162, *Propithecus verreauxi et P. diadema.*

A : Cri de détresse simple ou double comme ici et plaintes d'appel d'un jeune *P. verreauxi* âgé de 2 mois (16 000 *Wide* V. n.).

B : Sorte de ronflement agressif émis souvent par le jeune au milieu de cris de détresse. Ces ronflements, comme les cris agressifs, sont homologues des cris des *Avahi laniger* adultes (16 000 *Wide* V. n.).

C : Signal correspondant à une alarme faible chez *P. v. coquereli*. Des « Shi-Fac » dont la deuxième syllabe est plus ou moins intense se succèdent en général à 0,3 ou 0,4 seconde d'intervalles (16 000 *Wide* V. n.).

D : Série de rugissements émis à l'unisson par les membres d'un groupe de *P. v. coquereli* lors d'une alerte forte occasionnée par le survol d'un rapace. Des séries d'une dizaine de ces cris se succèdent en général après 2 ou 3 secondes d'interruption lorsque le danger persiste (8 000 *Wide* V. n.).

Source : MNHN, Paris

(*b*) *Cris de liaisons sonores.*

Cris de cohésion pendant les déplacements rapides. — Pendant leurs déplacements rapides de tronc en tronc, à chaque arrivée de saut, les Propithèques émettent généralement une sorte de « on » bref. Il nous est arrivé plusieurs fois de percevoir encore ce son après avoir perdu de vue les animaux. Ce signal leur est certainement utile pour ne pas se séparer lorsqu'ils progressent au milieu de la végétation dense.

Aboiements. — Un cri très sonore peut être émis par les *Propithecus verreauxi.* Il est composé d'une série d'aboiements gutturaux et très bruyants « roa roa roa roa » plus ou moins nombreux, mais émis sans interruption et avec ensemble par tous les individus du groupe. Ces cris très caractéristiques et qui s'entendent de loin, permettent de localiser assez bien les groupes dans la forêt. Ils peuvent être émis à n'importe quelle heure de la journée, mais principalement tôt le matin, un peu au début ou au milieu de l'après-midi. Ils sont plus ou moins abondants suivant la saison et la sensibilité des animaux, leur fréquence variant en fonction de leur état hormonal.

Ces cris sont souvent émis avec ensemble par tous les animaux d'un groupe et entraînent des réponses identiques chez les groupes voisins.

Leur signification principale est probablement liée à la signalisation réciproque des groupes. Ces vocalisations sont d'ailleurs souvent associées aux affrontements territoriaux. Elles rappellent en cela les vocalisations homologues des Primates supérieurs grégaires.

Ces cris peuvent être émis lors de fortes excitations telles que la vue d'un rapace; ils prennent alors une fonction d'intimidation et d'alerte contre les prédateurs ailés.

Chez les *Propithecus diadema diadema*, les aboiements semblent beaucoup plus rares que chez *P. verreauxi* et ne peuvent donc servir à les localiser. Ces *Propithecus* semblent, d'une façon générale, plus calmes et moins excitables naturellement que les *P. verreauxi.* Leur domaine vital, beaucoup plus vaste, met certainement assez rarement les groupes en contact. En outre, leur plus grande taille les met probablement à l'abri des attaques des prédateurs ailés. Il est cependant généralement difficile de les observer car ils fuient rapidement. Si on peut les suivre, ce qui est rarement le cas, ils s'arrêtent très vite, généralement en haut d'un très grand arbre, sans crier.

(*c*) *Vouiff.* — Si un groupe de *Propithecus diadema* est surpris brusquement et que les animaux se trouvent séparés les uns des autres, ils peuvent émettre pendant un moment des sortes de « vouiff » sonores, environ toutes les 10 secondes, entrecoupés de grognements « Chim-Poum » et de roucoulements; ces cris entraînent des réponses identiques de la part d'un autre membre du groupe. Probablement homologues des cris aigus des *Avahi*, ces cris n'ont pas d'équivalent connu chez *P. verreauxi.* Ils servent à la fois de signal d'alarme contre les prédateurs terrestres et de cri de ralliement. Il semble que comme pour *Avahi*, un groupe surpris cherche immédiatement à se disperser, chaque animal fuyant dans une direction différente (comportement qui n'a pas été observé chez *P. verreauxi*).

Source : MNHN, Paris

(c) *Cris d'alarme (et de liaison).*

Alerte légère. — Lorsque les *P. verreauxi* sont au repos durant la journée, un léger dérangement, ou la vue d'un rapace au loin, peut déclencher un faible ronflement grave et prolongé, sorte de « aaar » émis par un individu. Généralement, les autres membres du groupe répondent de façon identique. Ce signal entraîne la vigilance de l'ensemble des animaux; il peut aussi être émis lors de déplacements lents. Si le degré de l'excitation augmente, ce ronflement devient plus fort et peut être accompagné de grognements rapides. Il se transforme alors souvent en une série de « rrroouou » tout à fait comparable à la fin du roucoulement du Pigeon domestique.

Ce signal sert aussi de liaison dans le groupe, ce qui apparaît nettement lorsqu'on isole exceptionnellement un ou deux individus, par exemple en interrompant la progression d'un groupe au niveau d'un layon. Les animaux, après avoir grogné (alerte moyenne) observent intensément et cherchent à se rejoindre en contournant l'observateur. Ils peuvent alors se perdre de vue momentanément mais se répondent périodiquement par ces types de cris.

Une femelle, avec son jeune, ainsi isolée de deux autres adultes, répondait de temps en temps par une sorte de « oe » à leurs ronflements.

En captivité, les *P. v. verreauxi*, *P. v. coquereli* et *P. v. deckeni* émettent ce type de ronflement-roucoulement lorsqu'ils entendent un cri de rapace ou son imitation.

Ce cri est probablement l'homologue du ronflement d'*Avahi laniger*.

Dans les mêmes conditions, les *P. d. diadema* et *P. d. perrieri* émettent une sorte de grognement faible en deux temps : « rooo-an » dont la deuxième partie est beaucoup plus grave. Lorsqu'ils sont actifs ils se répondent ainsi constamment.

Alerte moyenne. — Chez *P. verreauxi*, le grognement d'alerte le plus typique correspondant à un dérangement sérieux peut se transcrire par les syllabes « omb-tsit » répétées sans arrêt environ une fois par seconde. Le « omb » ressemble au bruit accompagnant un hoquet. Le « tsit », très bref, correspond à une inspiration. C'est de ce cri que lui vient le nom malgache « Sifaka » prononcé « shi-fac » ou « shi-bac ». Ce grognement est très variable : parfois le « omb » domine en intensité, parfois on ne l'entend qu'à peine. Le rythme peut aussi varier suivant les cas. Le grognement est émis par tous les individus quand un groupe est dérangé par un prédateur terrestre ou un danger venant du sol. Il n'est cependant pas synchronisé. Les animaux peuvent grogner ainsi très longtemps (deux heures) si la cause du trouble persiste.

C'est généralement un seul individu qui commence à grogner et il est immédiatement suivi par les autres, même s'ils n'en voient pas la cause. Parfois le trouble est simplement dû à une branche qui tombe et dans ce cas, les grognements cessent très vite.

Chez les *P. v. verreauxi* du Sud, ce grognement nous a paru nettement plus sonore. Le « tsit » surtout paraît plus fort et plus sec; son nom malgache « Sifaka » (prononciation « shifac ») paraît donc mieux s'adapter à cette sous-espèce qu'aux autres.

Source : MNHN, Paris

Chez les *P. d. diadema*, ce cri est plus sourd et son imitation est assez bien reproduite par son nom malgache « Simpona » (prononciation « chim-poun » en accentuant la première syllabe). Chez les *P. d. perrieri* ce cri peut se traduire par « on-i ».

Ce grognement particulier semble surtout employé pour signaler un danger moyen lorsque l'alerte n'est pas trop soudaine.

Si le dérangement est plus intense, le début du grognement peut être remplacé par un roucoulement sonore et le cri devient une sorte de « rourourou-tsit ». Cette vocalisation peut aussi n'être composée que de la première syllabe « omb » répétée plus rapidement, deux fois par seconde. Ce signal, bien que d'intensité plus faible, ressemble beaucoup au grognement normal des *Lemur macaco*. Il n'est souvent émis que par un seul animal, plus excité que les autres, et qui parfois s'approche de l'observateur pour le voir de plus près.

Il est intéressant de remarquer qu'aucun cri homologue n'existe chez *Avahi laniger*. Lorsqu'ils émettent ce cri, les Propithèques observent intensément l'environnement et ce type de signal pourrait être lié au développement de la vision diurne.

Alerte sérieuse (aboiements). — Les séries d'aboiements des *Propithecus verreauxi* signalés à propos des liaisons sonores peuvent avoir aussi un rôle d'alarme et d'intimidation. De nombreuses observations le prouvent. Il semble en effet que dans la majeure partie des cas, ces cris soient émis en présence d'un Oiseau prédateur : *Gymnogenys radiatus* ou *Milvus migrans parasiticus*. Quand ils crient, les animaux sont assis, le corps droit et raide, la tête dirigée vers le ciel et la bouche gonflée.

On entend souvent « aboyer » ainsi les animaux en captivité au zoo de Tananarive, lorsqu'un milan les survole ou simplement quand un petit héron s'approche en volant trop près de leurs cages. Il est facile aussi de provoquer ce cri, en imitant par de longs sifflements les cris d'un rapace (les Lémurs voisins réagissent d'ailleurs avec la même intensité par leurs cris particuliers et avec un synchronisme presque parfait).

Ce cri semble quelquefois aussi associé à l'arrivée d'un homme ou d'un chien quand les animaux sont surpris ou déjà un peu excités. Il correspond en fait à un niveau d'excitation élevé.

Richard (1973) a observé ce type d'émission lors du passage de camions sur une route à 3 km de la forêt et une autre fois, alors qu'un Serpent (*Ithycyphys miniatus*) mangeait non loin un *Microcebus* adulte.

(*d*) *Cris de refus de contact.* — Les Propithèques vivent en groupes familiaux très unis et le refus de contact entre individus peut s'observer à la période des accouplements lorsque une femelle n'est pas réceptive, lorsqu'elle protège le nouveau-né contre la curiosité des autres individus du groupe ou lors des jeux (quand un jeune, par exemple, énerve un adulte). Une série de grognements agressifs, sorte de « gre gre gre », bouche ouverte, accompagne alors une posture agressive ou un coup de patte.

Un cri agressif plus intense, sorte de « cha cha cha » rapide et sonore, a été entendu en captivité, émis par un mâle *P. v. coronatus* chassant un jeune mâle qui lui mordait les pattes pour jouer.

Source : MNHN, Paris

(e) *Cris de détresse.* — Aucun cri de détresse n'a pu être remarqué lors de la capture des animaux, mais on peut interpréter comme un cri de détresse le cri strident émis par le jeune lorsqu'on essaye de l'arracher à la fourrure de sa mère.

B - *Glandes cutanées et signaux olfactifs.* — C'est en observant des groupes de *Propithecus verreauxi* dans la nature que nous avons remarqué pour la première fois un curieux comportement des mâles qui à certaines périodes, se frottent assez fréquemment le cou sur des troncs d'arbres (Petter 1962), c'est ce qui nous a fait découvrir l'existence d'une formation glandulaire à cet endroit, que nous avons d'ailleurs pu retrouver chez les autres espèces.

Sur un mâle adulte observé de près en position favorable on peut distinguer une large tache, luisante, allongée verticalement sur 5 ou 6 cm, vers le haut du cou. Cette différenciation glandulaire est souvent le caractère le plus visible pour déterminer le sexe dans la nature.

Sur un jeune mâle âgé de 2 ans, il existe déjà sur la gorge une plaque ovale verticale de 2 cm de haut. L'étude des spécimens naturalisés a permis de remarquer des taches plus ou moins grandes sur les peaux des mâles adultes, de *Propithecus verreauxi* et de *P. diadema*. Cette tache n'existe pas chez les femelles et les jeunes. Elle est surtout visible chez les mâles à la maturité sexuelle. Chez un mâle *Propithecus diadema candidus*, par exemple, la tache est ovale, son petit axe mesure environ 5 cm. Elle s'étend sur la ligne médio-ventrale du cou, entre une ligne joignant les oreilles et une ligne joignant les aisselles, sur environ 8 cm. Elle a des contours peu nets, elle est brun jaunâtre vers son centre et sa teinte est dégradée à la périphérie, où elle prend la couleur blanc sale du cou, du menton et de la poitrine de l'animal. Près du bord antérieur, une région brun-roux très foncé, d'environ 1,5 cm de diamètre, tranche nettement. Les poils de cette partie sont plus courts que ceux du reste de la tache et de la fourrure et leurs extrémités convergent vers le centre.

Chez *P. v. verreauxi*, elle est brun roux pâle sur un cou blanc.
Chez *P. v. coronatus*, elle est brun roux foncé sur un cou brun foncé.
Chez *P. v. coquereli*, elle est brun roux foncé sur un cou brunâtre.
Chez *P. v. holomelas*, elle est jaune roux sur un cou brun pâle.
Chez *P. d. edwardsi*, elle est brun noir sur un cou brun noir.
Chez *P. d. diadema*, elle est brun roux sur un cou gris jaunâtre.
Chez *P. d. perrieri*, elle est brun foncé sur un cou noir.

Il peut être intéressant de signaler par ailleurs que chez les mâles adultes des différentes sous-espèces (sauf chez *P. v. majori* et *P. d. holomelas* dont nous n'avons pu avoir assez d'exemplaires), une zone étroite de même couleur que celle de la tache entoure l'anus; elle correspond à une différenciation glandulaire de la peau de cette région.

La structure histologique de ces glandes n'est pas exactement la même chez *P. diadema* et chez *P. verreauxi* (fig. 163 et 164). Chez *P. verreauxi*, elle est formée par une série de tubes sudoripares contournés, situés dans la partie profonde du derme et dans l'hypoderme sous-jacent. L'épithélium glandulaire holo-mérocrine limite une lumière de diamètre très variable où s'accumule le produit de sécrétion. Une couche de cellules myoépithéliales est interposée entre l'épithélium glandulaire et la vitrée.

Source : MNHN, Paris

Le produit de sécrétion est évacué à l'extérieur par un canal dont le diamètre est nettement plus réduit. Les glandes sébacées annexées aux poils sont peu développées et situées dans la région superficielle et moyenne du derme.

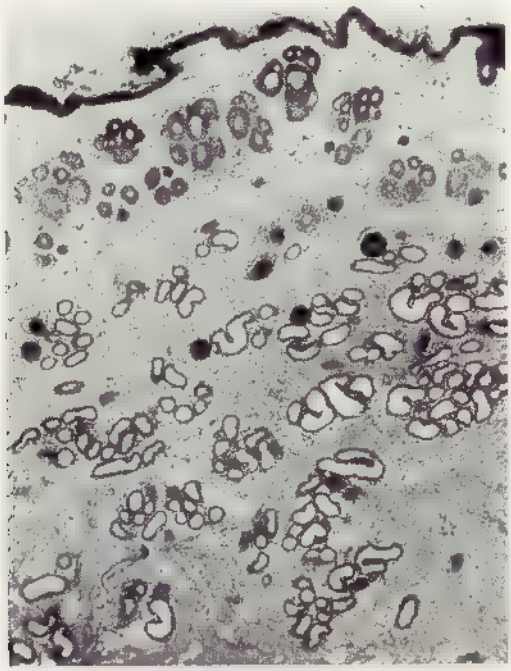


Fig. 163, Microphotographie de la glande de marquage du cou de *Propithecus verreauxi*. Les glandes sudoripares situées dans le derme et l'hypoderme sont bien développées. Les glandes sébacées, annexées aux poils, sont peu développées.

Chez *P. diadema*, les glandes sudoripares sont plus développées, holomérocrines, et occupent la même situation dans le derme et l'hypoderme, mais les canaux excréteurs présentent souvent de fortes dilatations dans leur partie terminale. Les glandes sébacées annexées aux poils, constituées de plusieurs lobules, sont beaucoup plus importantes que chez *P. verreauxi*. Elles sont situées dans la région superficielle du derme et s'abouchent à l'extérieur par des canaux excréteurs indépendants des glandes sudoripares. De plus, contrairement au *P. verreauxi*, où l'épithélium de surface à une épaisseur constante, chez *P. diadema*, il est irrégulier et envoie souvent en profondeur des invaginations plus ou moins importantes en regard de l'abouchement des canaux excréteurs des glandes sudoripares et sébacées.

Nous ne savons malheureusement pas encore interpréter d'une façon assez précise ces particularités glandulaires des mâles. Leur comportement de marquage semble surtout en rapport avec la sexualité mais il sert aussi au balisage du « territoire ». De toute façon, il est certain, bien que cela n'apparaisse pas au premier abord comme chez les *Lemuridae* ou *Cheirogalidae*, que les stimuli olfactifs jouent

Source : MNHN, Paris

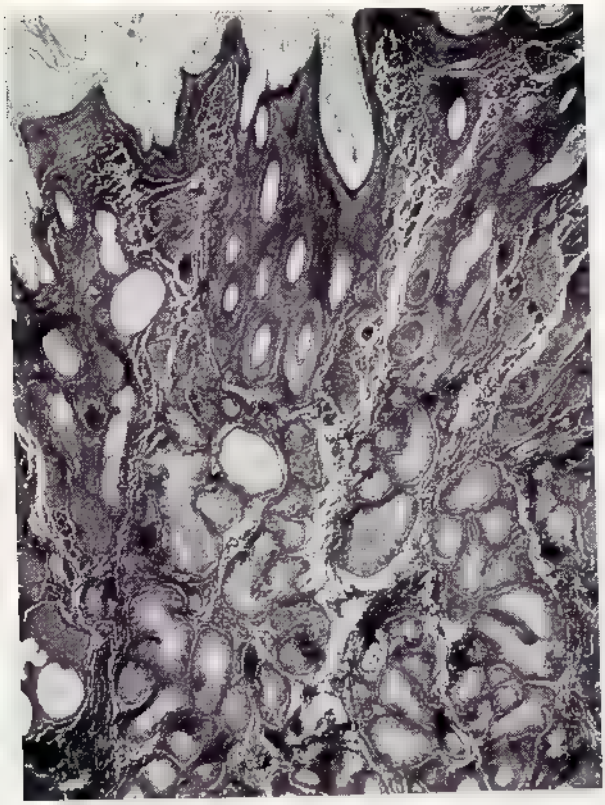


Fig. 164, Microphotographie de la glande de marquage du cou de *Propithecus diadema diadema*. Les glandes sudoripares sont bien développées et s'ouvrent souvent à l'extérieur par l'intermédiaire d'un canal très fortement dilaté. Les glandes sébacées annexées aux poils sont plus développées que chez *P. verreauxi*.

un grand rôle chez ces animaux. Il est fréquent qu'un mâle vienne frotter sa glande du cou sur un tronc ou une branche. Généralement cet endroit avait été précédemment imprégné d'urine par la femelle ou déjà marqué par un autre mâle.

Chez les mâles, les marquages par l'urine sont aussi fréquents. L'animal agrippé à un tronc vertical appuie l'extrémité de son pénis contre le tronc et, grimpant d'une cinquantaine de centimètres dans cette position, dépose une longue marque d'urine.

Certains repères sont ainsi marqués périodiquement et l'activité de marquage chez le mâle peut facilement se déclencher après une excitation quelconque. Comme le fait remarquer Jolly, quand un mâle flaire une zone marquée ou marque il fait généralement une grimace avec la bouche à moitié ouverte. Jolly (1966) a observé, bien que très rarement, un mâle agitant la base de sa queue pendant qu'il marquait avec son urine, ce qui entraînait un large mouvement de l'extrémité. Ce geste avait certainement pour rôle de disséminer une odeur dans l'air comme le font fréquemment les mâles *Lemur catta* et *Hapalemur griseus*.

Source : MNHN, Paris

A certains moments de l'année, surtout de janvier à mars, l'observation, dans la nature, d'un groupe de *P. verreauxi* en déplacement peut permettre de voir assez facilement un comportement de marquage plus complet. Généralement, la femelle urine longuement sur une branche ou un tronc vertical en y frottant son clitoris.

Le mâle adulte, qui suit, flaire alors l'endroit imprégné d'urine et y frotte à plusieurs reprises son cou, sous son menton, d'avant en arrière. Entre chaque frottement, il flaire. Puis, avançant un peu le corps, y applique l'extrémité du pénis en urinant un peu, puis y frotte sa zone perinéale d'avant en arrière.

La femelle n'urine pas toujours contre un tronc vertical, mais elle le fait assez fréquemment. Le mâle ne cherche pas non plus à chaque fois immédiatement à flairer et à frotter l'endroit avec son cou mais dans les moments d'excitation de la période de reproduction, il peut chercher à suivre immédiatement la femelle et à sentir ses genitalia lorsqu'elle marque un tronc. Il se fait alors souvent chasser d'un coup de patte par la femelle qui se retourne. Il recule et attend puis se précipite pour marquer l'endroit dès qu'elle l'a quitté (PETTER, 1972, film : Les Propithèques de Madagascar).

Des observations comparables ont aussi été faites en captivité sur plusieurs petits groupes familiaux et notamment sur un groupe de quatre *P. verreauxi* que nous avons pu observer pendant plus d'une année. Nous avons remarqué le comportement spécial de la femelle adulte : contrairement aux jeunes mâles adultes qui urinaient généralement à des emplacements variables, la femelle adulte avait l'habitude de le faire sur sa porte de grillage, en se plaquant le ventre contre celle-ci à environ 1 m du sol. Cet endroit était constamment visqueux et luisant sur une surface d'environ 60 cm de haut et 40 de large; cette femelle n'a jamais été observée en train d'uriner ailleurs. Elle a même été vue allant à cet endroit environ une heure après la naissance d'un jeune, ce qui la forçait à se déplacer de plusieurs mètres, avec le petit sous son ventre, alors que, d'après le reste de son comportement, elle cherchait, à ce moment à bouger le moins possible.

Cet endroit était de temps en temps visité par le mâle adulte et même par un jeune mâle de deux ans qui venaient y frotter leur glande du cou.

Souvent d'ailleurs ces animaux se frottaient aussi le cou sur les branches de la cage à des endroits où avait simplement séjourné la femelle.

Un comportement similaire a été observé de la part d'une femelle *P. d. diadema* conservée en captivité. Elle venait toujours uriner à l'extrémité d'une branche située dans un coin supérieur de sa cage. Cette branche était constamment humide et luisante sur 50 cm de haut.

C - *Signaux visuels* (fig. 165). — Lorsqu'un individu appartenant à un groupe a conscience d'un danger, il le signale par un grognement caractéristique. Si les autres individus du groupe n'en ont pas aperçu la cause, ils regardent celui qui a donné l'alerte et cherchent dans la direction de son regard. Les secousses du corps de celui qui grogne sont un signe bien visible qui peut servir à amplifier le signal sonore. Il existe en outre un geste particulier, sorte de bref renversement de la tête en arrière, que les *Propithecus verreauxi* et *P. diadema* font à plusieurs reprises au milieu des grandes séances de grognement. Ce signal bien visible a certainement comme résultat de communiquer aux autres individus un certain niveau d'excitation.

Source : MNHN, Paris

Fig. 165, *Propithecus verreauxi coquereli*. — Mimique d'un animal « dominé ».

Ce mouvement particulier peut être amplifié surtout chez *P. d. diadema* par un mouvement de la tête différent : une rotation latérale, lente ou rapide, comme on le fait pour dire non, mais se prolongeant parfois pendant d'assez longues périodes, reprenant plus vite si le trouble augmente.

VII. — Vie sociale

Composition du groupe. — De nombreuses observations nous font supposer que la structure primitive des groupes de *Propithecus* est familiale et qu'un groupe normal est composé d'un couple d'adultes et de deux ou trois jeunes d'âges différents. Des groupes plus importants ont cependant été observés sans qu'il soit possible de déterminer toujours exactement s'il s'agissait de la fusion temporaire de deux groupes plus petits ou d'un rassemblement plus permanent. Dans tous les groupes

Source : MNHN, Paris

que nous avons observé, nous n'avons jamais vu plus d'un jeune par groupe. RICHARD (1973) signale cependant un groupe où deux femelles ont eu un jeune en même temps; il s'agissait peut être, bien que ce soit assez peu probable, de jumeaux. Les femelles passaient de longues périodes ensemble, l'une s'occupant parfois des deux enfants pendant que l'autre allait manger, sans que l'on puisse remarquer d'agressivité entre elles.

Il serait très intéressant de pouvoir mieux relier les observations sur la structure sociale aux conditions du milieu. Il nous a semblé en effet que dans tous les cas où les animaux n'avaient pas été chassés et où de fortes densités avaient pu s'établir, la structure familiale comportant trois ou quatre animaux dominait. C'était le cas dans l'Ankarafantsika en 1957 pour *P. v. coquereli* (PETTER 1962) avant que l'équilibre ne soit perturbé par des prélèvements et par la destruction par le feu d'une grande partie de la réserve naturelle. Nous y avons observé sept groupes autour du lac Ampijoroa dont nous avons étudié en détail le comportement. Trois groupes comprenaient trois animaux, deux groupes en comprenaient quatre, un groupe en comprenait cinq et un autre en comprenait six.

De nombreux autres groupes rencontrés occasionnellement dans la réserve comprenaient aussi trois, quatre ou cinq animaux et nous avions remarqué alors qu'il était exceptionnel de rencontrer un groupe de six animaux.

Un même type de structure a été obseervé dans le Bongolava en 1969 où nous avons observé douze groupes dont un groupe de deux, six groupes de trois, un groupe de quatre et quatre groupes de cinq (dont deux étaient formés de deux adultes et de deux sub-adultes avec un jeune porté par la mère).

De même, aucun des groupes que nous avons rencontrés au cours de nombreux voyages dans le Nord-Ouest et au cours de deux séjours dans des portions de forêt non dégradée située au Nord de Morondava, ne contenait plus de quatre ou cinq animaux.

Dans l'Est, aucun des groupes de *P. d. diadema* observés depuis 1956 par nous-mêmes ainsi que par PEYRIERAS au cours de nombreux voyages et séjours dans la forêt, ne dépassait cinq animaux. La plupart n'en contenaient que deux ou trois. Les plus importants étaient près de la route de Lakato, un groupe de quatre plus un jeune porté par la mère et un groupe de cinq avec un jeune porté par la mère, mais qui s'est immédiatement scindé et a été revu par la suite en deux groupes de trois.

Des groupes de *P. verreauxi* plus importants, occupant d'ailleurs les domaines vitaux souvent beaucoup plus vastes, ont essentiellement été observés dans des zones dégradées. Ainsi, au cours de notre étude réalisée en 1956-1957 dans l'Ankarafantsika, un groupe de six animaux vivait dans une zone dégradée au voisinage de Beronono au Nord-Ouest de la réserve naturelle intégrale n° 7. A cet endroit, la forêt était plus ou moins transformée en savane avec des lambeaux de forêt reliés par d'étroits couloirs de végétation.

En tenant compte de toutes ces observations, nous avons été amené à considérer (PETTER 1974) que chez les Propithèques, comme pour d'autres Primates (CROOK 1967), un groupe familial restreint était peut-être la structure sociale la plus favorable pour l'élevage des jeunes dans des conditions de compétition normale.

Source : MNHN, Paris

C'est d'ailleurs cette structure familiale que montrent les *Avahi* et les *Indri* dans la plupart des cas observés dans les zones qui n'ont pas encore été trop perturbées par des influences humaines.

Ces observations sont intéressantes à comparer à celles, plus récentes, de JOLLY (1966) et RICHARD (1973). Ces deux observatrices ont en effet surtout travaillé dans le Sud mais aussi en partie dans le Nord-Ouest, dans les zones où nous avions nous-même, fait des observations en 1956-1957. Elles ont observé des groupes dont l'importance variait entre trois et dix individus.

Ainsi à Ampijoroa, dans le Nord-Ouest en juillet 1970, RICHARD dénombre quatre groupes de quatre, quatre groupes de cinq, un groupe de six, deux groupes de sept et un groupe de dix. A Hazafotsy (forêt de *Didiereaceae* dans le Sud) en septembre 1970, elle compte un groupe de trois, un groupe de quatre, trois groupes de cinq, deux groupes de six, trois groupes de huit.

A Evasy (région semblable à la précédente), il y avait en mars 1970 trois groupes de quatre, un groupe de cinq, un groupe de six, deux groupes de sept, un groupe de dix.

A Berenty (forêt galerie érigée en réserve) il y avait en septembre 1971 un groupe de deux, un groupe de trois, deux groupes de cinq, trois groupes de sept, deux groupes de huit, deux groupes de neuf.

RICHARD cite même une observation de SUSSMAN faite en 1972 dans l'Ouest, d'un groupe de treize individus (cinq mâles, cinq femelles adultes et trois jeunes).

Certaines de ces observations nous semblent explicables par l'état dégradé des zones étudiées ou du moins de la région qui les entoure. Il est, à ce point de vue, significatif que JOLLY (1966) ait trouvé en 1964 un *sex ratio* où il y avait prédominance de mâles, et que ses nouvelles observations en 1970 et 1971 aient montré un rétablissement du rapport 1/1. Il y a probablement eu, du fait des défrichements effectués, pour les exploitations du sisal, concentration d'animaux dans les zones de forêts épargnées. Comme le fait remarquer RICHARD, il n'est pas étonnant que les mâles aient été en surnombre car ils ont plus tendance à fuir leur domaine vital alors que les femelles y semblent plus attachées. Une influence de la prédation est peut-être aussi à considérer. Les vastes défrichements ont en effet amené une forte diminution des *Cryptoprocta ferox*, et cela joue peut être-un rôle sur la dimension des groupes.

Cet ensemble de chiffres indiquant l'existence de groupes familiaux et d'« age graded group » comme les appelle RICHARD (1973) en citant EISENBERG *et al.* (1972) montre incontestablement une grande possibilité d'adaptation sociale. Les grands groupes peuvent s'expliquer par association de groupes élémentaires ou par une tolérance plus grande vis-à-vis des jeunes. Ce nouveau type social est peut-être une adaptation à l'état de surpopulation ou à la pénurie alimentaire. Il paraît caractéristique qu'on les observe surtout dans le Sud qui est en cours de dégradation rapide, et maintenant dans l'Ankarafantsika où trois gros incendies successifs ont réduit la Réserve des trois-quarts. Ces rassemblements en groupes importants ont peut-être une influence négative à long terme sur la prolificité des animaux en entraînant peut-être des interactions sociales laissant moins de chance pour la survie

Source : MNHN, Paris

des jeunes. La dégradation rapide du milieu forestier malgache ne nous donne malheureusement que peu de chances de poursuivre des observations à long terme pour le savoir.

Les observations de RICHARD montrent qu'un grand nombre d'enfants sont nés dans ces groupes mais qu'une assez forte mortalité a cependant sévi (jusqu'à 100 %) dans une zone à *Didiereaceae* du Sud. Ce fait est probablement en partie explicable par l'arrivée d'un cyclone mais peut aussi, nous semble-t-il, être en rapport avec une modification anormale de l'importance des groupes. Dans la forêt galerie de Berenty, alors que JOLLY (1966) avait noté 29 % de mortalité chez les jeunes en 1963-1964, RICHARD l'évalue à 40 % en 1970-1971.

Quelqu'en soit la raison, il est important de savoir que des grands groupes peuvent exister chez les Propithèques et durer. La stabilité des groupes a été démontrée par les observations de JOLLY en 1970. Après six ans d'absence elle a retrouvé dans la réserve de Berenty le même nombre de groupes qu'elle avait observé dans son premier travail. Ils avaient sensiblement la même composition et les mêmes domaines vitaux. Plusieurs animaux ont même été reconnus individuellement.

Domaine vital, territoire et densité (fig. 166). — Comme l'importance des groupes, le domaine vital et le comportement territorial varient assez fortement en fonction de l'habitat, et il semble que l'établissement d'une forte densité de population soit toujours en corrélation avec un comportement territorial strict.

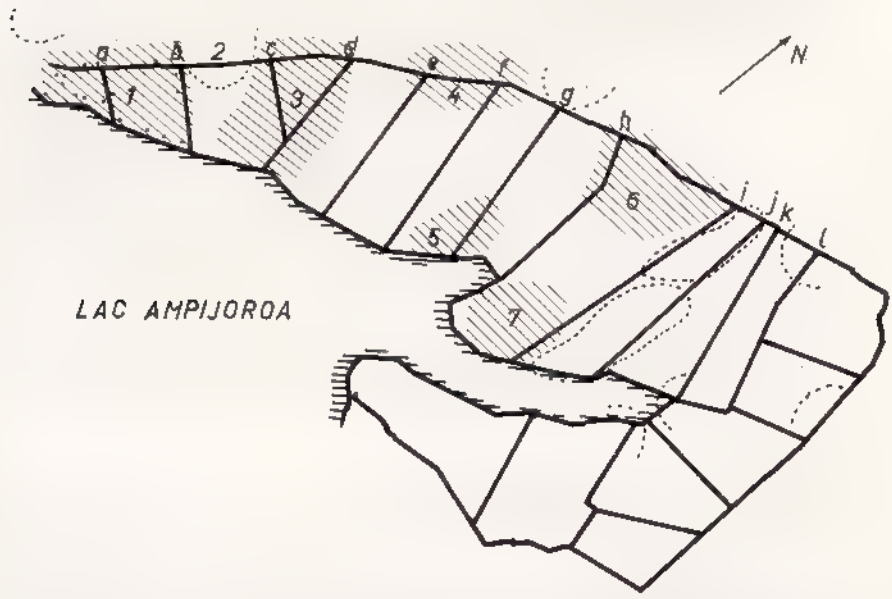


Fig. 166. « territoire » de 7 groupes de *Propithecus verreauxi coquereli* en bordure du lac Ampijoroa dans la forêt de l'Ankarafantsika (Madagascar Ouest). Echelle 1/10 000.

Des études sur l'étendue du domaine vital ont été poursuivies en divers endroits sur *P. v. coquereli*, *P. v. verreauxi* et *P. v. deckeni* (PETTER 1962; JOLLY 1966; RICHARD 1973). L'étendue de ce domaine vital semble nettement proportionnelle

Source : MNHN, Paris

à son degré de dégradation, c'est du moins ce que nous avons pu établir dans notre étude poursuivie au cours d'une année dans la forêt de l'Ankarafantsika : les zones de forêts s'étendant en bordure du lac d'Ampijoroa étaient peuplées par une abondante population de Propithèques et les domaines vitaux les plus réduits correspondaient aux parties les plus riches en grands arbres. Des groupes voisins se partageaient la forêt, et certaines limites étaient strictement défendues par les animaux. Nous avons ainsi pu assister à des affrontements au niveau de certains passages, à des invasions suivies de recul et à des manifestations de « marquage » très intenses. Les blessures, notamment les déchirures des oreilles très visibles chez la plupart des mâles de plus de deux ans, montrent que de réels combats peuvent parfois opposer des mâles voisins. Les animaux paraissent beaucoup plus agressifs en janvier, février, mars. A Tananarive, à cette époque, les animaux, de cages voisines sont très fréquemment en train de « marquer » avec agressivité le grillage mitoyen et il faut prendre soin de le doubler par des cloisons de bambou pour éviter les blessures ou les amputations des doigts.

La pression de la prédation étant certainement normalement assez faible pour les *Propithecus verreauxi*, l'établissement des territoires minimum doit se faire pendant la saison sèche alors que les conditions sont les plus dures, et il y a tout lieu de penser qu'au moins pour ces animaux, la régulation des populations se fait ici par l'ajustement progressif (par la pression des groupes voisins et en fonction de la richesse du milieu) des zones minimum nécessaires à la survie des groupes familiaux.

En nous basant sur nos observations réalisées en 1956-1957 dans la forêt de l'Ankarafantsika, nous avions évalué le « territoire » des groupes à une superficie de 1 à 2 ha (Petter 1962). Jolly (1966) trouve des chiffres assez voisins et dans certains cas plus élevés dans le Sud. Elle pense aussi qu'il existe un « noyau » de ce domaine où les autres groupes ne peuvent entrer.

Richard (1973), dans une étude plus précise, distingue des « domaines vitaux » dont elle évalue la surface dans la forêt naturelle à environ 8 ha dans le Nord-Ouest comme dans le Sud, pour les différents groupes qu'elle a étudiés. Elle évalue cependant ces domaines à 1 à 3 ha pour les groupes observés dans la réserve de Berenty. Ce « domaine vital » contient lui-même une zone plus particulièrement défendue (« territoire ») et une zone qui peut être fréquentée par d'autres groupes.

Richard considère qu'au Nord-Ouest et au Sud la taille des « domaines vitaux » est voisine. Au Nord-Ouest, ces domaines se recouvrent beaucoup, ce qui occasionne de nombreuses rencontres, tandis qu'au Sud chaque domaine représente une zone entièrement nécessaire au groupe qui le fréquente, au moins pendant la saison sèche.

Il y aurait ainsi une « territorialité » plus stricte, peut-être pour des raisons écologiques (éventuellement alimentaires) chez *P. v. verreauxi* que chez *P. v. coquereli*.

Il y a en fait des variations locales importantes dans l'étendue de ce domaine. En 1956-1957, notre zone d'observation s'étendait tout autour du lac d'Ampijoroa et formait un bel ensemble de forêt bien dégagé avec des arbres de taille variable moyens ou grands. Il en était de même autour du lac Tsimaloto dans la partie Sud-Est de la réserve, où existait aussi une forte densité d'animaux. Dans d'autres zones beaucoup plus sèches de la réserve, la végétation n'était par contre souvent formée que de petits arbres et la population animale était beaucoup plus pauvre.

Source : MNHN, Paris

A l'intérieur de leur « domaine vital », les déplacements des *P. verreauxi* sont assez variables mais, sauf dans les zones dégradées, ils sont généralement peu importants. Des groupes de *P. v. coquereli* que nous avons suivis de nombreuses fois se déplaçaient insensiblement au cours de la journée tout en mangeant, et parcouraient ainsi moins de 500 m par jour. En fonction des arbres en exploitation, les animaux suivaient parfois plusieurs jours de suite des itinéraires semblables.

Richard estime que les groupes visitent la plus grande partie de leur domaine vital en 10 à 20 jours mais que leurs déplacements varient suivant les mois. Elle évalue la moyenne parcourue par jour dans le Nord-Ouest à 1 100 m pendant la saison humide et 750 m pendant la saison sèche; dans le Sud, à 1 000 m pendant la saison humide et à 550 m pendant la saison sèche.

Les *Propithecus diadema* occupent un domaine vital beaucoup plus vaste que les *P. verreauxi* et, en parcourant la forêt de l'Est, on comprend mal pourquoi leur densité n'est pas plus forte. Nous estimons la grandeur de leur domaine vital à 25 ou 30 ha dans la région d'Andriamena (à l'Ouest du lac Alaotra), alors que dans d'autres régions de l'Est, elle serait souvent de plus de 50 ha.

Dans certaines régions où ces animaux sont chassés au fusil, ils sont devenus encore beaucoup plus rares.

Relations interindividuelles.

A - *Relations mère-jeune et développement du jeune* (fig. 167 à 169).

(*a*) *Dans la nature.* — Chez *P. verreauxi*, pendant quelques jours après la naissance du jeune, la mère a un comportement particulier : lorsqu'elle est au repos, elle cherche à s'installer de façon à former une cuvette avec son corps. Le ventre en forme le fond; le tronc incliné légèrement en arrière et les cuisses repliées en forment les bords. Le jeune peut s'y déplacer et même se pencher sur le bord pour regarder en dessous. La femelle peut même manger en gardant à peu près cette position.

Dès qu'elle veut se déplacer, d'un bref coup de patte, elle aide le petit à replacer son corps perpendiculaire au sien. Il s'accroche alors solidement dans sa fourrure et reste immobile. La femelle peut alors prendre toutes les positions sans qu'il se décroche. Nous avons vu ainsi une femelle se mettre complètement la tête en bas pendant plusieurs secondes pour chercher un fruit, tandis que son jeune de quelques jours, incapable encore de bien se fixer, descendait jusque sur sa poitrine.

Quand la femelle se déplace avec les autres, il est souvent difficile de voir si elle a un jeune; seul le sommet de la tête de celui-ci est visible dans le pli de la cuisse de la mère.

Au repos, la mère, lorsque son petit est très jeune, reste en général à quelques mètres des autres. Elle se laisse parfois approcher par le mâle, mais plus difficilement par les subadultes.

Nous avons vu des jeunes sur le ventre de leur mère dans la nature entre le 26 juin (jeune âgé de plusieurs jours) et le 18 août. A cette époque, cependant, le petit est le plus souvent porté sur le dos de la femelle.

Source : MNHN, Paris

Fig. 167, *Propithecus verreauxi*. — En bas : femelle se préparant à lécher l'anus de son petit qui est agrippé sur son ventre. En s'aidant des deux mains, elle le tire par une patte et le met en position favorable. — En haut : femelle léchant l'anus du jeune. Elle est assise dans une fourche, les deux jambes écartées et s'aide des deux mains pour soutenir le jeune qui se débat (dessins d'après photos).

(*b*) *En captivité*. — Nous avons pu observer et filmer un jeune, né en captivité, quelques instants après sa naissance. Il se tenait agrippé sur le ventre de sa mère. Au début, pendant deux ou trois jours, celle-ci bougeait assez peu, prenant des précautions spéciales pour qu'il ne tombe pas (corps en « cuvette ») et avait soin de ne pas l'exposer au soleil. Par son attitude menaçante, elle éloignait les trois autres membres de la famille (un mâle adulte, un jeune de un an et un jeune de deux ans) qui vivaient dans la même cage et qui, même pendant la nuit, étaient obligés de la laisser seule.

Source : MNHN, Paris

Fig. 168, *Propithecus verreauxi*. — Saut d'une femelle avec son jeune agrippé sur son dos.

Peu à peu elle exposa de plus en plus son petit au soleil et devint moins agressive, commençant à tolérer auprès d'elle la présence du mâle adulte, mais c'était toujours elle qui l'approchait.

Le petit, quand il dormait, restait toujours fixé sur le bas-ventre de la femelle. Quand elle voulait le lécher, elle le remontait vers sa poitrine en lui tirant l'arrière-train puis la tête avec les mains mais il résistait en s'accrochant au pelage. Souvent, quand elle tirait ainsi, il faisait entendre une série de petits cris aigus, très rapides que nous avons déjà signalés plus haut.

Une semaine après la naissance du jeune, la mère, nettement moins irritable, laissait de temps en temps approcher les jeunes subadultes mais ce ne fut qu'au bout d'environ un mois, qu'elle les laissa lécher le petit. De plus en plus souvent, par la suite, des adultes vinrent le lécher et la mère les en empêcha de moins en moins. Elle était cependant toujours prête à intervenir.

Le petit avait presque constamment la queue roulée sur elle-même. Pour la première fois, vers le milieu de la journée du 31 août, par grand soleil, le petit chevaucha le dos de la femelle, dans la position caractéristique qu'il adopta de plus en plus par la suite (il était alors âgé de 31 jours).

Dans les jours qui suivirent, il s'y rendit de temps en temps et de plus en plus fréquemment, mais au début il n'avait pas l'air de se sentir très en sécurité.

En même temps qu'il quitte plus souvent le ventre de sa mère, le petit s'intéresse de plus en plus au milieu environnant.

A l'âge de trois mois environ, il fait fréquemment de petits sauts de 50 cm, du dos de sa mère à une branche ou sur le dos d'un des subadultes. Il est souvent très actif.

C'est aussi vers cette même époque qu'il est observé en train de déféquer pour la première fois à la manière d'un adulte, alors qu'auparavant il ne le faisait que lorsque la mère lui léchait l'anus.

A 6 ou 7 mois, le jeune peut être encore occasionnellement porté par sa mère. Bien qu'à deux ans il ait la taille approximative d'un adulte, on reconnaît encore son allure de juvénile. Il ne semble vraiment adulte qu'à trois ans.

Source : MNHN, Paris

Fig. 169, *Propithecus verreauxi verreauxi*. — Femelle avec son jeune agrippé sur son dos.

B - *Autres relations sociales.*

(*a*) *Dans la nature.* — En dehors des approches sexuelles (voir reproduction), dans la plupart des cas observés, les *P. verreauxi* adultes sont éloignés les uns des autres, qu'ils soient en train de manger ou au repos; il y a en général une distance d'au moins un mètre entre eux. Ce n'est qu'exceptionnellement, et le plus souvent brièvement, qu'ils viennent en contact, et les séances de toilette réciproque sont relativement rares; elles ont surtout lieu pendant les moments d'exposition au

Source : MNHN, Paris

soleil. Le plus souvent elles concernent le mâle et la femelle adultes, sans que celle-ci semble le demander. Parfois, cependant, un animal tend le bras pour le faire lécher.

Les zones les plus souvent léchées ou grattées avec les incisives sont celles que l'animal ne peut atteindre lui-même facilement : le cou, le dos et surtout la tête; l'animal léché peut être étendu de tout son long sur une branche pendant que l'autre lui lèche la tête.

Comme le remarque Jolly (1966), très souvent les animaux urinent et défèquent avec ensemble, par exemple au moment du départ du groupe. Ce comportement est trop fréquent pour n'être qu'une coïncidence.

Même la nuit, les *P. verreauxi* sont souvent séparés les uns des autres dans l'arbre dortoir qu'ils choisissent; quelques observations pendant les nuits plus froides d'août montrent cependant qu'ils peuvent, dans certains cas, se serrer les uns contre les autres, la poitrine de l'un touchant le dos de l'autre.

Pendant nos longues heures d'observation de *P. v. coquereli* dans la nature, nous n'avons jamais remarqué de jeu entre les individus d'un groupe, ce qui est pourtant fréquent en captivité. Les animaux restaient soit immobiles, soit en déplacement, soit occupés à manger. Nous avons par contre, souvent assisté à de longues parties de jeu entre des *P. v. verreauxi* dans le Sud (Petter, film Les Propithèques de Madagascar).

Ce jeu a lieu souvent en fin d'après-midi, il se passe près du sol. Les animaux, parfois deux, trois ou quatre, descendent même sur le sol pour se poursuivre, se sauter dessus et se rouler dans l'herbe en se mordillant. C'est généralement une lutte très calme, les animaux ne se mordant pas sérieusement.

Le jeu est souvent initié par un juvénile ou subadulte et même par les adutes qui peuvent y participer. Dans la posture d'invite, un animal regarde un autre congénère en ouvrant la bouche, parfois en se pendant par les pieds. Il est en général immédiatement imité et le jeu commence entre les deux animaux qui se mordillent, chacun étant suspendu à une branche la tête en bas.

De temps en temps deux individus peuvent venir se sentir nez à nez, surtout au cours des repas mais, entre les individus d'un même groupe de *P. v. coquereli*, nous n'avons jamais remarqué de dispute pour la possession d'un fruit. Souvent ils le partagent calmement ou bien le possesseur du fruit convoité se retourne ou s'éloigne de quelques mètres et il n'est pas poursuivi.

Dans la nature, les *P. diadema* ont généralement été vus assez proches les uns des autres et le plus souvent les deux adultes étaient l'un contre l'autre et le ou les deux jeunes à peu de distance.

(*b*) *En captivité.* — Les *P. verreauxi* captifs à Tananarive passent la nuit ensemble dans leur abri. Ils y vont aussi pour s'y reposer plusieurs fois dans la journée. Pendant les nuits fraîches, ils se serrent les uns contre les autres dans l'abri. Souvent cependant ils gardent une petite distance entre eux et, de jour, il est fréquent de les voir sur la planche de leur abri, régulièrement séparés d'une trentaine de centimètres les uns des autres.

Comme nous l'avons vu, dans ce groupe conservé en captivité, le mâle était souvent près de la femelle pendant la grossesse et peu après la naissance du petit.

Source : MNHN, Paris

En temps normal, il est fréquent aussi de voir les deux animaux à peu de distance l'un de l'autre, soit au repos, soit dans les branches.

Dans les relations mâle adulte-femelle adulte, c'est presque toujours le mâle qui lèche la femelle. Dans les relations mâle adulte-jeune mâle c'est surtout ce dernier qui lèche l'autre.

Dans les relations entre deux jeunes subadultes, le léchage est réciproque; ils se lèchent à tour de rôle le dos, la queue, etc.

Nous n'avons jamais vu la femelle adulte jouer, tandis que cette activité a souvent été observée chez les trois autres individus, principalement chez les deux jeunes, surtout à partir de la fin du mois d'août, peu pendant l'hiver (entre avril et septembre).

Chez les *P. d. diadema* et *P. d. perrieri* conservés en captivité, le mâle et la femelle étaient le plus souvent serrés l'un contre l'autre, lorsqu'ils étaient au repos.

Un jeune subadulte *P. d. diadema*, était très apprivoisé et cherchait à jouer en sautant et se suspendait la tête en bas avec la bouche ouverte dès qu'on entrait dans sa cage.

Selon les observations de Richard (1973), le comportement de jeu ne se verrait dans la nature que pendant la saison humide, aussi bien pour les *P. d. diadema* que pour les *P. v. coquereli* et se manifesterait essentiellement au début et à la fin des périodes de repas.

Jolly (1966) et Richard (1973) ont observé dans la nature des comportements agressifs et de soumission. Richard (1973) signale un comportement agressif qui peut se manifester par des coups de pattes et des morsures.

Nous avons signalé un cri spécial d'un mâle en captivité, chassant brusquement un autre; une posture menaçante, l'animal faisant face brusquement, accompagnait ce cri. Un cri plus discret accompagnait les brusques gifles que la femelle distribuait au mâle et surtout aux juvéniles lorsqu'ils s'intéressaient de trop près au jeune.

De même une rapide menace de la part de la femelle empêchait le mâle de venir la flairer de trop près, lorsqu'elle urinait et marquait.

Ces manifestations agressives entraînent toujours un recul rapide de l'autre individu et une posture hésitante.

Cette posture était très nette chez les juvéniles qui, conservés en captivité, après avoir été chassés par la mère, restaient à un mètre d'elle, souvent la queue en partie roulée, le corps tendu et la tête dressée, en la regardant dans les yeux, prêt à sauter si elle manifestait à nouveau son agressivité.

Lorsque la femelle a permis peu à peu l'approche de son jeune, les subadultes y venaient tout doucement avec beaucoup de prudence guettant attentivement son attitude.

Richard (1973) a observé dans la nature des manifestations agressives plus poussées, se traduisant par des morsures sur le dos, le cou et l'extrémité des membres. L'agressivité se manifestait surtout à l'occasion de l'accès à la nourriture et secondairement lors de l'arrivée au lieu de repos ou dans d'autres circonstances comme par exemple l'accès à l'enfant (68 % des manifestations agressives ont été observées dans la période qui suit la naissance). L'animal agressé montre les dents, les lèvres sont tendues, la queue roulée entre les jambres et le dos voûté.

Source : MNHN, Paris

Il est intéressant de remarquer que selon ces observations faites dans la nature, c'est l'accès à la nourriture qui représente le principal sujet de discorde. Un des groupes observé par RICHARD montrait d'ailleurs en taux d'agressivité plus élevé que les autres.

L'agressivité se manifesterait plus pendant la saison humide ce qui est normal puisque les animaux sont alors plus actifs.

RICHARD (1973) considère que l'on peut déterminer une hiérarchie par l'agressivité, une hiérarchie qui se manifeste essentiellement pour l'accès à la nourriture. C'est dans ce cas presque toujours une femelle qui domine, et un adulte qui domine un jeune; cette hiérarchie serait brisée au moment des accouplements, un mâle dominé pouvant alors prendre la prééminence sur un autre dans son groupe, ou chasser un mâle dominant d'un autre groupe, pour prendre sa place.

Il faut cependant mettre à part cette agressivité entre mâles au moment des accouplements. Elle peut être très marquée si l'on en juge par les blessures infligées. La plupart des mâles adultes ont au moins les oreilles déchirées. Elle se manifeste par une augmentation des conflits à l'intérieur d'un groupe mais aussi à l'extérieur, quand les mâles vont envahir les domaines voisins ou rencontrer d'autres mâles dans les zones communes du domaine vital.

Dans le Nord-Ouest, nous n'avons pas assisté à de vraies batailles. Une présence agressive avec un comportement de « marquage » actif suffisait à faire fuir un envahisseur. Nous n'avons d'ailleurs observé que des petits groupes familiaux contigus où il est possible que les tensions manifestées au moment des accouplements soient moins vives.

RICHARD (1973) n'a pas non plus remarqué de manifestations agressives très poussées dans le Nord-Ouest. Elle a par contre, de même que JOLLY (1966), vu des batailles sévères dans le Sud.

Mortalité. — C'est naturellement l'homme le principal ennemi de ces animaux, d'une façon directe et d'une façon indirecte (surtout en brûlant leur habitat).

Le prédateur naturel terrestre le plus dangereux est certainement *Cryptoprocta ferox*. Un nid de *Cryptoprocta*, observé dans un tronc de Baobab, contenait des os de Propithèque. Il peut surtout les surprendre pendant la nuit. Il est intéressant cependant de remarquer que malgré son rythme de vie purement diurne, le Propithèque possède un œil encore adapté à la vision nocturne (PARIENTE 1970). Les prédateurs ailés et les serpents sont surtout dangereux pour les jeunes lorsqu'entre un et trois mois ils quittent plus fréquemment leur mère. Nous avons remarqué dans l'Ankarafantsika que peu après la naissance des jeunes, les groupes étaient fréquemment survolés de très près par des *Gymnogenys radiata*, ce qui déclenchait d'ailleurs de fortes réactions vocales de la part des Propithèques.

La mortalité infantile peut être considérable, comme le signale RICHARD, surtout à l'occasion des pluies cycloniques. L'enfant peut en outre tomber ou être cogné sur un tronc ou piqué par une épine au cours d'un saut de la mère (CHARLES-DOMINIQUE et HLADIK comm. pers.). C'est peut-être d'ailleurs en poursuivant les animaux à cette époque que les *Cryptoprocta* ont l'action la plus efficace.

Source : MNHN, Paris

11. — Genre **INDRI** E. Geoffroy et G. Cuvier

Indri E. Geoffroy et G. Cuvier, 1796, *Magasin encyclop.*, 1 (1), p. 46.

Caractères généraux. — Le genre *Indri* peut être mis en synonymie avec les genres *Indris* G. Cuvier 1800; *Lichanotus* Illiger 1811; *Indrium* Rafinesque 1815; *Lichanotes* Temminck 1827 et *Pithelemur* Lesson 1840.

Il ne comprend qu'une seule espèce : *Indri indri* (Gmelin 1788).

Les *Indri* sont les représentants vivants les plus évolués des *Indriidae*. Ce sont les plus grands des Lémuriens malgaches actuels. Leur pelage est de couleur générale noire et blanche; leur queue, très réduite, ne mesure que quelques centimètres.

Contrairement aux Propithèques, les *Indri* sont assez étroitement localisés. Ils ne vivent que dans la moitié Nord de la forêt orientale. Ils fréquentent surtout les zones montagneuses où règne un climat constamment humide et assez froid pendant l'hiver, la température ne dépassant alors que rarement 15° C et descendant souvent au voisinage de 0° C.

Ce sont des animaux assez secrets, presque toujours difficiles à observer, mais bien connus par leurs cris mélodieux que l'on entend de fort loin. Ils peuvent se déplacer rapidement en sautant de tronc en tronc et vivent en petits groupes familiaux de deux à cinq ou parfois six individus.

A cause des difficultés de leur observation, liées essentiellement à leur caractère craintif et à la nature accidentée de leur habitat montagneux, beaucoup de points de leur biologie restaient encore, jusqu'à ces dernières années, assez mystérieux. Les études de terrain récentes (Petter 1962; Petter et Peyrieras 1974 et, surtout, Pollock 1975) ont permis de combler en partie cette lacune.

I. — Systématique

1) Généralités. — Les exemplaires en collection que nous avons pu examiner ne présentent que très peu de variations, mais nos observations de terrain à différents endroits de leur zone de dipersions, et celles de Peyrieras (comm. pers.) nous permettent de considérer que les animaux qui vivent à Périnet sont relativement clairs avec le dos presque beige, tandis que les animaux vivant à Maroantsetra ont une coloration beaucoup plus sombre et que ceux observés dans une zone intermédiaire (Réserve naturelle intégrale n° 3 au N.-E. de Tamatave) ont le dos entièrement argenté avec très peu de blanc). On peut cependant grouper toutes les formes dans la même espèce car il ne s'agit là que de différences de nuances avec probablement tous les intermédiaires.

Source : MNHN, Paris

Indri indri (Gmelin) (fig. 170)

Lemur indri Gmelin, 1788, Syst. nat., 13e édit., tome 1, p. 42.

Synonymes : *brevicaudatus* E. Geoffroy, 1796; *niger* Lacépède, 1800; *ater* I. Geoffroy, 1825; *mitratus* Peters, 1871; *variegatus* Gray, 1872.

Noms malgaches : Les Betsimisaraka du Nord de son aire de répartition l'appellent « Babakoto », ce que l'on peut traduire le père de Rakoto (c'est-à-dire, en interprétant, le « père de l'homme » ou l'Ancêtre) ou « Amboanala » (chien de forêt, par allusion à son cri).

Les Betsimisaraka du Sud (environ au Sud de la latitude de Fénérive) l'appellent « Endrina », nom d'où provient le nom latin *Indri*, mais dont nous n'avons pu trouver l'origine exacte (ce mot peut signifier sur les plateaux « de race noble » mais, bien que l'*Indri* ait vécu jusque sur les plateaux et y vive encore à Anjozorobe, il est douteux que ce soit là l'origine du nom Betsimisaraka).

Noms étrangers : Indri; Short-tailed Indris; Indri.

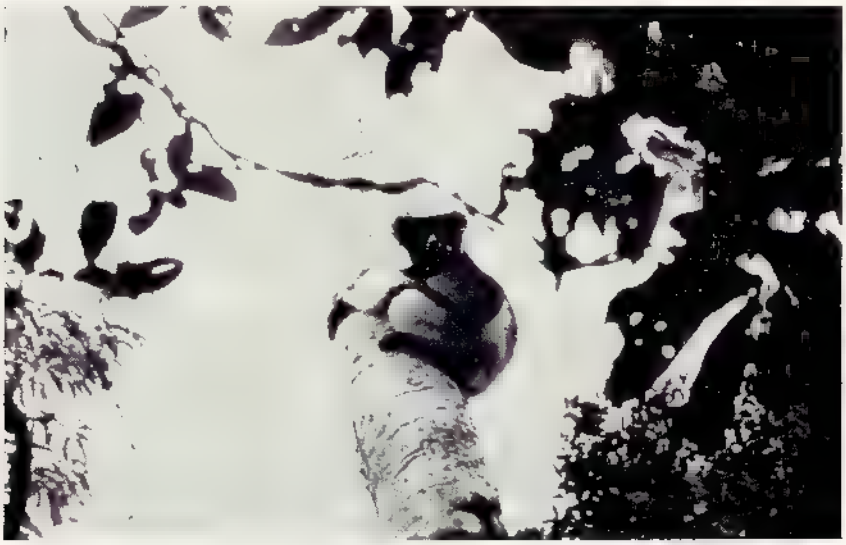


Fig. 170, *Indri indri*.

2) Description. — L'*Indri* est le plus grand des Lémuriens : tête et corps 700 mm. Sa queue très réduite ne mesure que 30 mm. Son pelage est dense et soyeux, de couleur dominante noire, mais les poils autour de la face, sur la gorge, les avant-bras, le dos et la face latérale des membres sont gris.

Une tache triangulaire blanche est bien visible sur le bas du dos. La poitrine, l'abdomen et le talon sont teintés d'orange.

3) Caryotype (fig. 171). — Le caryotype des *Indri* montre le nombre de chromosomes acrocentriques le plus réduit de la famille : nombre diploïde 2N = 40, nombre fondamental NF = 70. Les autosomes comprennent 10 paires de chromosomes médians, 5 paires de chromosomes submédians et 3 paires de chromosomes acrocentriques. Parmi les submédians, la seconde paire porte une constriction secondaire peu avant le centromère. Les acrocentriques sont de très petite taille.

Source : MNHN, Paris

Ils comprennent une paire de petits chromosomes difficiles à identifier, comme chez les Propithèques, qui apparaissent soit comme médiocentriques soit comme acrocentriques. Le chromosome X est médiocentrique et l'Y punctiforme.

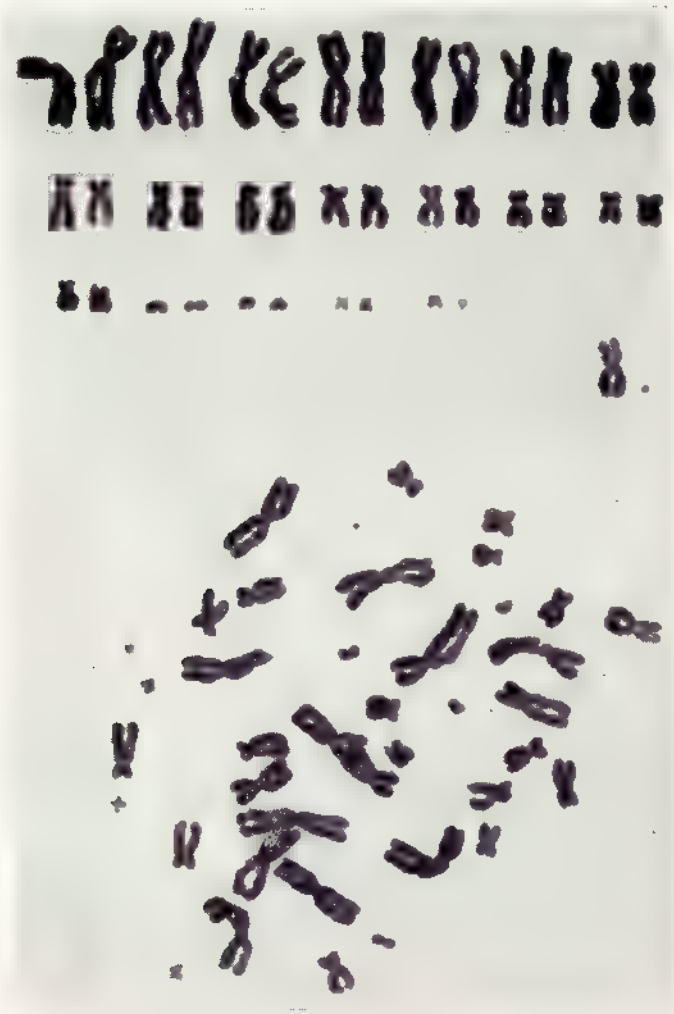
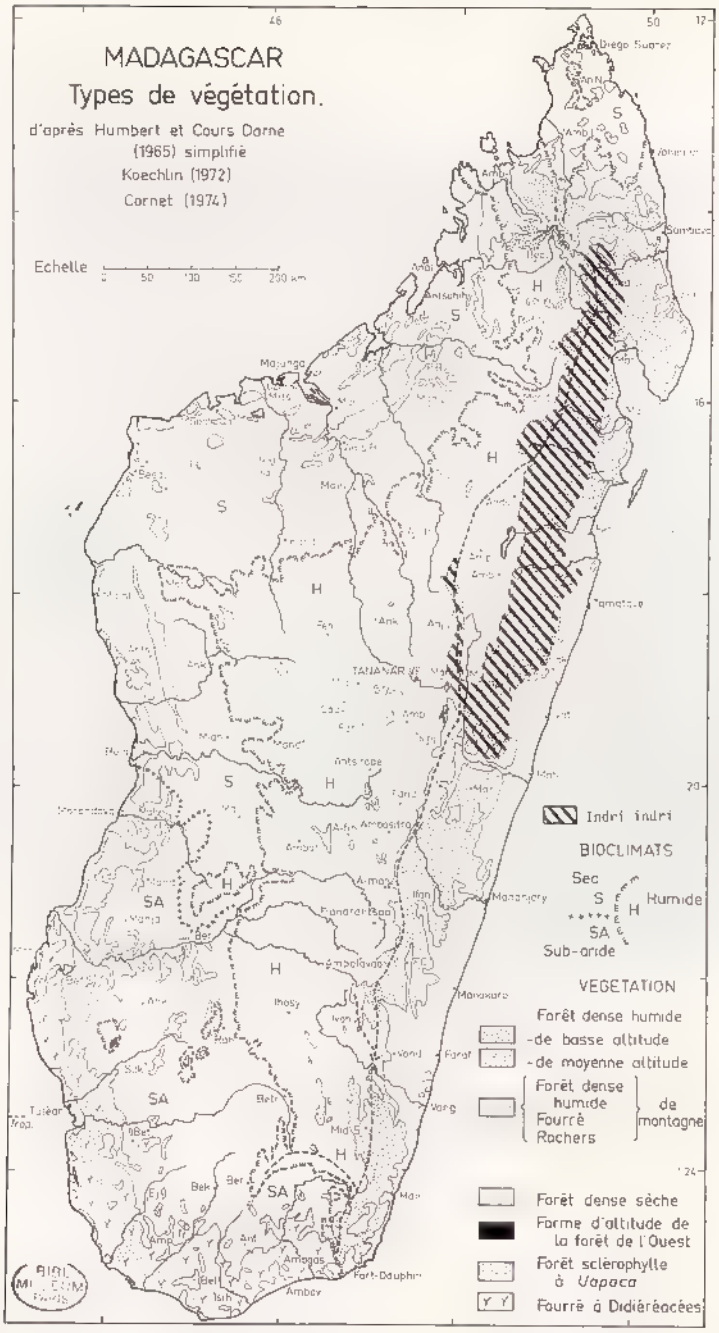


Fig. 171, chromosomes d'*Indri indri*.

II. — Observation dans la nature et élevage en captivité

Les *Indri* sont généralement difficiles à observer, principalement à cause de la nature accidentée de leur habitat et du climat très humide qui y règne. Des animaux habitués à une présence humaine inoffensive (cas des animaux de la forêt de la réserve de Périnet) peuvent ne pas manifester lors du passage d'un observateur

Source : MNHN, Paris



Carte 12, répartition d'*Indri indri*.

Source : MNHN, Paris

qui peut même parfois rester à proximité d'eux pendant longtemps; s'ils sont dans une période de repos, ils restent immobiles, regardent puis finissent par se désintéresser et se rendorment. Un mouvement les réveille. L'imitation d'un grognement de *Lemur* les fait inspecter le sol mais ils restent calmes; l'imitation du cri d'un Rapace les fait regarder en l'air. S'ils sont en période d'activité, ils peuvent manifester un peu, vocalement, mais rarement longtemps.

Des animaux non habitués à l'homme ont un comportement généralement bien différent et manifestent vocalement dès qu'on les approche. Parfois ils fuient même avant.

Les *Indri* sont difficiles à conserver en captivité et, malgré un essai réussi avec un jeune individu pendant plus d'un an (Service des Forêts, Station d'Ivoloina), peu d'animaux ont pu être maintenus longtemps vivants.

III. — Distribution géographique et habitat

Les *Indri* vivent uniquement dans la forêt humide de l'Est de Madagascar et on ne les rencontre que dans la moitié Nord : du Sud de la rivière Bemarivo, près de Sambava jusqu'au Nord de la rivière Mangoro près de Mahanoro. Ils n'existent cependant pas sur le Cap Masoala. Ils vivent surtout dans les zones montagneuses jusqu'au niveau des plateaux à 1 500 m et même sur les plateaux (Anjozorobe) mais on les rencontrait jadis aussi à faible altitude, sur les premières collines à la limite de la forêt côtière, et même en bordure de la côte. A Voloina, dans la forêt à 20 km au Sud de Maroantsetra, Peyrieras (comm. pres.) en a observé, en effet il y a une dizaine d'années encore, à 3 km de la côte. Ils arrivaient probablement jusqu'à la côte dans un passé récent quand la forêt parvenait jusqu'à la mer.

Ils étaient autrefois protégés par des croyances locales, mais ils sont maintenant très menacés presque partout et disparaissent progressivement des zones situées à proximité des villages. Ils sont plus difficiles à piéger que les *Lemur*, mais les fusils devenant de plus en plus nombreux, les dernières populations ne résisteront pas longtemps à l'action humaine, si on ne les protège pas efficacement.

La zone de forêt qu'ils occupent est encore vaste, mais se réduit de jour en jour aussi bien à l'Est qu'à l'Ouest. En outre, leur aire de répartition dans le Nord a diminué dans un passé récent, sans que l'on puisse en expliquer la raison de façon satisfaisante : les *Indri* existaient en effet, il y a 40 ans, à l'Est d'une ligne Maroantsetra-Andapa correspondant à l'extrémité de la rivière Antanambalana qui se jette dans la baie d'Atongil à Maroantsetra. Ils ont disparu de cette région pourtant encore en partie couverte de vastes forêts et assez peu fréquentée.

Aucune information ne nous permet de savoir si dans un passé récent il n'y a pas eu aussi dans le Sud une réduction de leur aire de répartition.

Cette espèce précieuse mérite une protection absolue et tous les moyens doivent être employés pour en assurer la survie. C'est dans ce but qu'une réserve spéciale a été créée par le Service des Eaux et Forêts à Périnet et qu'un projet en prévoit l'introduction dans l'île réserve de Nosy Mangabe, dans la baie d'Antongil.

Source : MNHN, Paris

Fig. 172, *Indri indri* dans son habitat forestier.

IV. — Caractères anatomiques

Les principaux caractères anatomiques des *Indri* sont détaillés dans Hill (1953). Ils ont un crâne plus allongé, particulièrement dans la région faciale, que les *Propithecus* et *Avahi*.

La mandibule inférieure a une branche horizontale étroite et longue et une branche verticale large et courte.

Les incisives supérieures sont séparées entre elles par un diastème. Les canines supérieures sont aussi séparées, par un large diastème, des incisives.

Leur index intermembral reflète bien leur spécialisation locomotrice de grimpeur et sauteur avec le corps en position verticale (Walker 1967). Leurs glandes

Source : MNHN, Paris

Fig. 173, crâne et mandibule d'*Indri indri*, grandeur nature. En bas à gauche, mandibule de *Propithecus verreauxi*.

Source : MNHN, Paris

salivaires sont très développées et le développement de leur appareil digestif semble correspondre à la spécialisation alimentaire la plus poussée de la famille dans le sens foliivore.

V. — Caractères éthoécologiques

1) Postures, locomotion, manipulation. — Ces caractères sont très proches de ceux des Propithèques et nous pourrions répéter, au sujet des *Indri*, la plupart des remarques que nous avons déjà faites au sujet de ces animaux.

Comme pour les *Propithecus*, la locomotion normale consiste en une série de sauts de tronc en tronc. La plus grande taille des *Indri* leur permet cependant d'embrasser des troncs de taille plus importante. La taille des arbres des régions humides où ils vivent est d'ailleurs généralement assez considérable. Nous en avons vu souvent agrippés à près de 15 m de haut à des troncs de plus de 50 cm de diamètre.

Les *Indri*, bien que plus lourds et plus massifs que les *Propithecus*, grimpent et sautent avec aisance. Pendant le saut, leur corps peut être parfaitement horizontal et ils semblent alors planer. Ils se déplacent facilement jusqu'au sommet des arbres pour chercher leur nourriture, se suspendant fréquemment par les pieds ou par les mains pour saisir les fruits en bout de branche. Comme ont pu le remarquer Charles Dominique et Hladik (comm. pers.) et comme nous avons pu l'observer bien que rarement nous-même, ils montrent même quelquefois l'ébauche d'une véritable locomotion par brachiation en utilisant le balancement de leur corps pour se déplacer tout en restant suspendus par les bras. Ce type de déplacement se voit semble-t-il plus rarement chez *P. diadema* et cette évolution de la locomotion, vraisemblablement liée au poids, est intéressante à souligner.

Au repos, ils se tiennent souvent sur des arbres au sommet des crêtes dans la forêt de l'Est et on est toujours surpris de les voir bondir et se laisser tomber dans le sens de la pente, rebondissant d'un arbre à l'autre et se perdant ainsi dans la végétation.

Chez les *Propithecus*, la queue semble, comme nous l'avons vu, de peu d'utilité pour le saut. Chez les *Indri*, elle est réduite à un moignon.

2) Rythme d'activité. — Le rythme d'activité des *Indri* semble différent de celui des *P. diadema* qui vivent dans le même biotope. Ils n'ont qu'une seule période d'activité dans la journée et leur premier cri ne semble pas généralement correspondre à un début d'activité. Ils peuvent commencer à bouger entre 7 h 30 et 9 heures, généralement après une séance de toilette, mais cet horaire varie avec la température et l'humidité. Il semble en outre qu'ils soient plus actifs en décembre et janvier. Ils peuvent commencer leur journée à 10 heures ou même plus tard lorsque le temps est chaud et ensoleillé et que leur arbre dortoir leur fournit de l'ombre (une observation d'une matinée ensoleillée entière le 14 octobre, près de Périnet, montre par exemple qu'ils n'ont commencé à bouger qu'à partir de 11 h 30).

Ils se déplacent et mangent généralement jusque vers 15 ou 16 heures puis ils s'installent à nouveau pour la nuit. Il est rare d'entendre des cris l'après-midi.

Ils se déplacent normalement assez peu. Certains jours ils ne parcourent certainement pas plus de 300 à 400 m.

Source : MNHN, Paris

En octobre, dans la forêt de l'Est, à une altitude voisine de celle de Tananarive, nous n'avons entendu leurs cris (Petter 1962) que pendant les matinées, parfois une ou deux fois seulement pendant des périodes de soleil, à 5 h 45 puis vers 6 h 15, 6 h 30 ou parfois à 8 heures, rarement plus souvent.

En décembre, au Nord-Est de Madagascar, à 25 km à l'Ouest de Rantabe, nous avons entendu de nombreux cris également très tôt le matin, mais aussi toute la journée de 4 h 30 à 21 heures. Tous ces cris ne provenaient naturellement pas d'un seul groupe mais de plusieurs, dont les individus se répondaient d'une crête à l'autre.

Selon les observations plus précises de Pollock (1975) les animaux synchronisent le début de leur activité en quelques minutes, s'étirant souvent en se pendant par les bras ou en se tenant en position bipède sur leur support horizontal de sommeil. Après un rapide repos sur un arbre proche, ils se déplacent. Les membres du groupe urinent et défèquent ensemble souvent régulièrement dans le même endroit. Puis le repas commence, entrecoupé de déplacements. Il n'y a pas de repos prolongé pendant la période d'activité, comme c'est le cas pour les Lémurs.

3) Abri. — Les *Indri*, comme les autres *Indriidae*, n'utilisent pas d'abri particulier. Ils passent la nuit assis sur une branche. Comme en ont fait la remarque Charles Dominique et Hladik (comm. pers.), ces animaux sont presque invisibles lorsqu'ils sont au repos sur une fourche d'arbre et ils sont alors presque impossibles à repérer s'ils ne bougent pas. Les pattes sombres repliées, surmontées par la tache blanche en « V » de leur pelage, imitent la bifurcation d'un tronc qui se découperait devant un ciel nuageux ou se confondent avec une masse de feuillage sombre surmontée d'une fourche couverte de lichens. La tache blanche du front, simulant un trou dans la végétation sombre, ajoute encore à cet effet.

Nous avons remarqué que les *Indri* d'un même groupe au repos étaient fréquemment installés à une certaine distance (1 à 6 m) les uns des autres dans leur arbre dortoir. Si on les éclaire la nuit, le *tapetum lucidum* de leur œil réfléchit la lumière comme c'est le cas pour les Propithèques. Bien que de mœurs diurnes, ils ont donc aussi, comme les Propithèques, une bonne adaptation à la vision nocturne.

Il est difficile de savoir si ces adaptations (couleur du pelage et vision nocturne) représentent un avantage pour l'espèce, sélectionnée par l'action des prédateurs au cours de l'évolution. Seuls les jeunes semblent actuellement susceptibles de subir l'action des prédateurs.

4) Alimentation. — Jusqu'aux études récentes de Pollock (1975), nous ne possèdions que des renseignements superficiels sur le type de nourriture consommée par cet animal. A l'occasion de rencontres, nous l'avons vu se nourrir notamment de fruits et de feuilles de « Rotra » (*Eugenia* sp.) et de « Vaopaka » (*Uapaca* sp.) en grappes, de fruits de « Kitzy » (*Symphonia* sp.), de feuilles et de fruits d'un « Tavola » à fruits verts en grappes de la grosseur de cerises (*Ravensara* sp.), de feuilles du « Tavoloneindrina » dont l'extrémité se relève pour s'enrouler et qui, comme le disent les bûcherons, « ressemblent à des queues d'Indris » *(Ravensera helicina)*, de fruits du « Tavololavaravina » *(R. pervillei)*, du « Tavolomena » à l'écorce rouge *(R. floribunda)* et du « Tavolorano » qui pousse au bord de l'eau (*R. touvenotii)*.

La plupart de ces fruits ont une saveur âpre, sauf le dernier qui sent un peu la citronelle.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

On peut probablement considérer que les *Indri* sont très dépendants des « Tavolona ». Ce sont malheureusement aussi des bois très employés car faciles à scier et brûlant bien. Nous avons en outre observé la consommation de nombreux autres végétaux (arbres, lianes ou buissons) que nous n'avons pu déterminer.

Les études détaillées de Pollock (1975) montrent qu'en fait les *Indri* consomment une variété considérable d'espèces puisque 63 espèces de plantes (appartenant à 39 genres et 19 familles) furent déterminées comme formant la base de leur nourriture.

La plupart des espèces appartiennent aux *Lauraceae* (14 espèces), Guttiféres (9 espèces), *Anonaceae* (4 espèces), *Monimiaceae* (4 espèces), *Euphorbiaceae* (3 espèces), *Moraceae* (3 espèces), *Sapindaceae* (3 espèces). Les deux premières familles forment probablement l'essentiel de la biomasse végétale consommée.

Pollock a pu observer que les fruits de 25 des 63 espèces étaient consommés et que 13 étaient choisies exclusivement pour leurs fruits pendant la période d'étude. Comme le fait remarquer Pollock, il peut y avoir des variations régionales et il y a évidemment des variations saisonnières dans le choix alimentaire.

Les *Indri* observés par Pollock mangeaient tous les jours de la terre qu'ils allaient chercher sur un tronc déraciné. Aucune proie animale n'est consommée. Les aliments sont recherchés à tous les niveaux. Les feuilles, les branches sont souvent tirées avec la main mais sont cueillies toujours directement avec la bouche. Les fruits le sont aussi, puis transférés dans la main pour être tenus pendant qu'ils sont goûtés.

La variété de plantes consommables dans la forêt de l'Est est considérable et il est probable qu'une analyse plus complète de leur alimentation conduirait à déterminer plus d'une centaine de végétaux. C'est du moins l'avis des bûcherons qui prétendent que les *Indri* peuvent consommer les feuilles ou fruits de tous les arbres sans latex. Comme nous avons pu souvent le constater, les *Indri* descendent souvent sur le sol au pied des arbres et, selon les bûcherons, mangent les petites Graminées « Tsingolovolo » qui tapissent fréquemment le sol des forêts humides *(Oplismenus)*.

5) Reproduction. — Aucune information précise n'existait sur la reproduction des *Indri* avant les observations de Pollock (1975) : la durée de gestation n'est connue encore que de façon approchée : elle est de 17 à 22 semaines et il ne semble y avoir qu'un jeune tous les trois ans. Pollock a observé, dans un groupe de cinq animaux, des essais de copulation en quatre occasions (10 janvier, 18, 19 et 26 février). Le plus jeune animal du groupe avait alors 21 mois. Un autre groupe comprenant trois animaux, observé à la même période et qui avait eu un jeune l'année précédente, ne montra par contre aucune manifestation sexuelle.

A chaque copulation, le mâle flairait et léchait la région génitale de la femelle juste avant de la monter, mais à chaque fois il était repoussé avec une gifle. Il n'y a d'ailleurs pas eu de jeune cette année dans ce groupe. Des nouveaux-nés ont été observés dans d'autres groupes à la fin du mois de mai.

Des bûcherons nous ont dit que la mère descendait sur le sol pour la mise-bas, mais nous n'avons pu confirmer cette observation.

Source : MNHN, Paris

Au début le jeune reste sur le ventre de la femelle qui, au repos, se tient « en cuvette », comme nous l'avons remarqué chez les Propithèques, pour qu'il puisse bouger comme dans un nid.

Pendant les déplacements de la mère, il doit s'agripper à son pelage mais il semble particulièrement vulnérable peu après la naissance car il ne peut probablement pas s'agripper avec assez de force pour résister aux brusques secousses occasionnées par les sauts quand la mère se déplace rapidement. Il est possible que les bûcherons ou les vols d'avion ou d'hélicoptère qui, comme PEYRIERAS (comm. pers.) a pu le remarquer très nettement, dérangent gravement les animaux, perturbent les femelles, augmentant ainsi la mortalité infantile. C'est peut-être ce qui explique une légende Betsimisaraka, selon laquelle l'enfant, peu après sa naissance, est lancé d'un adulte à un autre et tombe quelquefois...

6) MOYENS D'INTERCOMMUNICATION.

A - *Communications sonores* (fig. 174 et 175).

(*a*) *Cri de contact et de recherche du contact.*

Communication mère-jeune. — Le jeune est d'abord porté sous le ventre de la mère, puis sur son dos. Comme chez les autres *Indriidae*, il existe probablement des communications mère-jeune, très discrètes, mais elles n'ont pu être enregistrées.

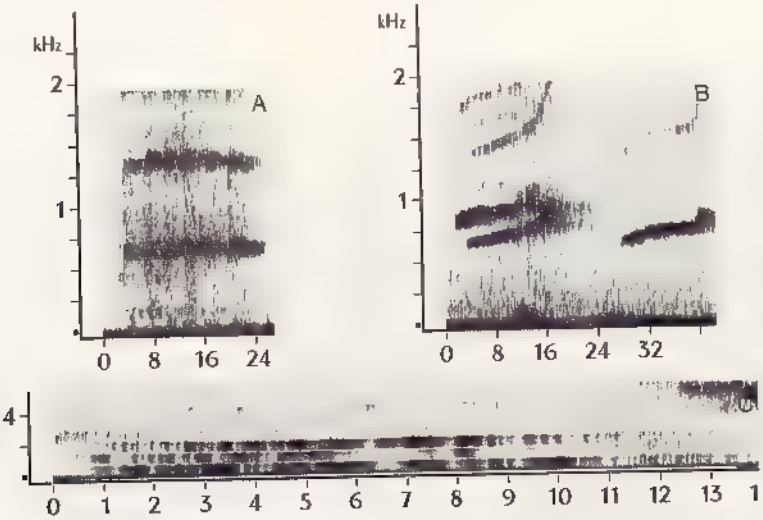


Fig. 174, *Indri indri*.

A : Signal d'appel d'*Indri indri* ressemblant à une série de coups de trompette rapprochés et de forte intensité (2 000 *Wide* V. n.).

B et C : Plainte modulée à signification territoriale. Le signal émis par plusieurs individus en même temps est formé d'une façon typique d'une série d'aboiements puis d'une plainte de forte intensité émise par chaque participant à une fréquence et avec une modulation légèrement différentes. Sur la figure B (2 000 *Wide* V. n.) on distingue bien la variation de fréquence. Sur la figure C (16 000 *Wide* V. n.) on remarque la modulation d'intensité. Dans certains cas, il y a même modulation par variation d'amplification d'une harmonique.

Source : MNHN, Paris

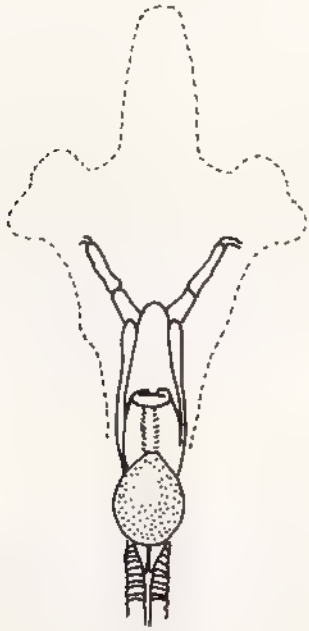


Fig. 175, sac vocal de l'*Indri*, vue dorsale (d'après M. Edwards).

(*b*) *Cris de liaison sonore.*

Cris de cohésion. — Comme chez les Propithèques, les sauts sont accompagnés de faibles grognements permettant aux animaux de ne pas se perdre pendant leurs déplacements; il est cependant difficile de les entendre car les animaux disparaissent très vite lorsqu'ils fuient et sont d'autre part assez bruyants dans leurs sauts.

Plainte modulée. — Le cri le plus connu et le plus typique des *Indri* est une espèce de plainte variable, très sonore et qui permet de reconnaître de très loin leur présence dans une forêt. Ce cri peut se décomposer en deux parties. Il commence généralement par des sortes d'aboiements très forts, 3 ou 4 émis par tous les *Indri* d'un groupe en même temps. Les voix se séparent alors et les sons deviennent plus faibles avant de s'amplifier. Chaque individu à tour de rôle, ou parfois deux ensemble, sur des tons différents, émettent une longue plainte modulée dont le ton monte et redescend; parfois le ton reste longtemps au même niveau pour ne monter ou descendre que vers la fin. Ces plaintes sont émises dans une bande de fréquence comprise entre 0,5 et 4 KHz.

On a comparé ces cris à des hurlements de chiens mais ils sont plus puissants et beaucoup plus variés.

Au bout d'un temps assez long, parfois plus d'une minute, les plaintes cessent progressivement. En général, après quelques instants de silence, un autre groupe reprend sur une autre crête les mêmes plaintes et il est suivi par d'autres groupes, de loin en loin dans la forêt et le concert peut durer une vingtaine de minutes.

Source : MNHN, Paris

Dans les régions où ils vivent, il ne se passe pas de jour sans que l'on entende les *Indri* au moins une fois, mais il est souvent malaisé de localiser leur position : la longue plainte modulée ne semble en effet pas avoir d'origine précise, les animaux se tournant souvent dans diverses directions pendant qu'ils crient.

En juillet, selon les bûcherons, les *Indri* crient très peu. Nous en avons entendu à cette époque ainsi qu'en octobre près de Périnet, seulement pendant la journée.

En décembre, les animaux sont plus bruyants, dans le Nord-Est, près de Rantabe nous avons entendu des cris toute la journée et même la nuit. La fréquence de ces cris est liée à un niveau d'excitation interne (normalement élevé à cette époque et qu'une légère modification du milieu extérieur suffit à amener au point critique où le cri se déclenche). C'est ainsi que des modifications des conditions atmosphériques peuvent jouer un rôle déclencheur. En décembre, les relevés météorologiques montrent la relation avec l'émission de ces cris.

Décembre (vallée de Rantabe, N.E. de Madagascar)

Matinée	Soleil	32°	(à l'ombre). Cris rares
11 h	Nuages et un peu de pluie	31°	Aucun cri
12 h	Nuages et un peu de pluie	31°	
13 h	Violent orage		
14 h	Fin de l'orage (ciel momentanément dégagé)	24°	Cris nombreux dans toutes les directions toutes les 5 minutes
15 h 20			Aucun cri
15 h 30			
15 h 30	Le ciel se couvre (temps lourd)		
15 h 40	Le ciel est couvert mais encore lumineux	27°	
15 h 50	Le ciel est noir		
15 h 55	Le ciel s'éclaircit Le soleil apparaît	28°	Les cris reprennent mais moins nombreux qu'à 14 h.

On remarque donc que c'est entre 14 heures et 15 h 20, alors que la luminosité augmentait, que les *Indri* se sont manifestés le plus intensément. Selon les observations de Pollock, c'est en mars que les cris sont les plus nombreux.

Les bûcherons nous ont souvent signalé que les *Indri* criaient sous l'effet des piqûres de taons. Cette interprétation simple est certainement en partie fondée; des piqûres trop nombreuses peuvent contribuer à élever le niveau d'excitation interne jusqu'au déclenchement du cri. Nous avons souvent observé à la jumelle, en octobre, novembre ou décembre, des *Indri* harcelés de taons, effectuer de nombreux et brusques mouvements des mains et des pieds : nous n'étions nous-mêmes, bien qu'à une quinzaine de mètres de distance, aucunement attaqués par ces insectes qui ne cherchaient à se poser que sur des objets noirs.

Ces longs hurlements peuvent être interprétés comme un moyen de signalisation sonore du territoire. Il peuvent aussi, selon Pollock, avoir une fonction destinées à transmettre des informations concernant l'état reproductif de l'animal qui crie, à cause de la participation partielle caractéristique des adolescents en développement dans les chants de groupe. Leur portée est très difficile à définir de façon précise car leur tonalité et leur intensité varient beaucoup.

Cette variation de fréquence du cri est certainement adaptée à une meilleure propagation du son dans le milieu forestier. Il est intéressant de remarquer que

Source : MNHN, Paris

d'autres Primates de forêt dense, comme les Gibbons, par exemple, ont des cris semblables et que même certains oiseaux malgaches comme *Leptosomus discolor* et certains rapaces chantent, au niveau de la cime des arbres ou en planant, d'une façon modulée. Les bûcherons Betsimisaraka communiquent d'ailleurs entre eux dans la forêt, souvent à de grandes distances, par des cris modulés de ce type.

Nous avons tenté l'évaluation de cette portée par deux méthodes :

— une méthode directe, en confrontant les impressions de plusieurs observateurs se trouvant par hasard à des distances variables d'un groupe bien repéré lors de l'émission;

— une méthode indirecte en enregistrant des cris et en comparant ces enregistrements à d'autres réalisés dans des conditions identiques dont la portée avait été mesurée.

Dans les conditions normales de concentration, tous les *Indri* que nous avons vu émettre ce type de cri étaient près de la cime des arbres au sommet d'une crête. Il est probable que les conditions d'émission et de réception sont meilleures à ce niveau.

Dans des conditions de concentration anormalement élevée, ils émettent parfois leurs cris depuis le creux d'une vallée (une observation depuis une crête a notamment permis de localiser trois groupes dans trois vallées entourant cette crête).

Du sol, dans la forêt dense, le cri est, par beau temps, généralement audible par un observateur humain à plus d'un kilomètre; sa portée est probablement supérieure à 2 km lorsque le son franchit une vallée. S'il est émis d'une vallée, sa portée peut être inférieure à 500 mètres.

L'*Indri* a de grandes oreilles aux pavillons nettement plus développés que ceux des autres *Indriidae*. Son acuité acoustique est probablement supérieure à la nôtre et probablement suffisante pour qu'il entende de très loin les cris émis par d'autres groupes, malgré le vent, la pluie et les écrans formés par les accidents du relief. Selon Pollock, il peut les percevoir à au moins 3 km (observateur situé entre deux cris très faibles émis par des groupes situés à environ 1,5 km de lui et dont l'un a induit le déclenchement de l'autre). Selon Pollock, ce cri, dans les régions a forte densité de population, place chaque groupe en communication potentielle avec une centaine d'autres.

(*c*) *Cris d'alarme.*

Alerte légère. — Lorsqu'on dérange un groupe au repos dans la forêt, le comportement des animaux est variable suivant les conditions (heure, conditions météorologiques, saison, harcèlement des Taons). Dans certains cas, s'ils sont au repos, ils se contentent d'observer sans réagir, dans d'autres cas ils montrent quelques signes d'énervement et peuvent émettre quelques grognements faibles à rythme rapide.

Si l'excitation est un peu plus importante, ils émettent en relevant la tête une sorte de soufflement ou ronflement sourd. Si la cause du trouble persiste, ils prennent alors la fuite et disparaissent en quelques sauts dans la végétation.

Alerte forte. — Si les animaux ont été brusquement dérangés, par exemple, lorsqu'ils sont surpris près du sol par la venue d'un observateur, leur fuite est rapide et ils se dispersent comme le font les *Propithecus diadema* et les *Avahi laniger*.

Source : MNHN, Paris

Un animal fortement dérangé et séparé des autres peut alors émettre un « coup de klaxon » (PETTER 1962) ou *exhaled hoot* (POLLOCK 1965) très sonore en raidissant son corps et en relevant la tête, cri auquel répond souvent un autre membre du groupe de façon identique.

Si la réponse se fait attendre, l'animal, surtout s'il s'agit d'un adulte, peut se laisser quelque peu approcher, mais il crie toutes les minutes en regardant intensément la cause du trouble.

Ce cri paraît très puissant, mais sa portée semble relativement plus faible que celle des plaintes modulées. Repassé au magnétophone, ce cri déclenche une réponse de la part d'un individu séparé du groupe. Selon POLLOCK (1975), ce cri correspond au signalement d'un prédateur terrestre. Il est émis par le mâle adulte et occasionnellement par le jeune mâle le plus âgé du groupe.

— Les aboiements que nous avons décrits au début de la plainte modulée ne sont pas forcément liés à cette plainte. Ils sont émis parfois isolément et correspondent alors à une alarme-menace émise par tout le groupe. Ce cri est généralement, selon POLLOCK (1975), en relation avec la présence d'un rapace au voisinage.

(*d*) *Cris de refus de contact.* — POLLOCK (1975) a observé dans les relations à l'intérieur du groupe des comportements agressifs se caractérisant par une approche avec tentative de morsure et coups de pattes.

Des manifestations vocales accompagnent souvent ces comportements. Dans l'ordre d'intensité croissante, POLLOCK distingue des grognements (*grunts*), des bruits de baisers *(kisses)* ou des sortes de soufflements *(wheezes)*.

C - *Signaux olfactifs.* — Selon les observations de POLLOCK (1975), les *Indri* semblent marquer leur environnement en frottant latéralement leur museau sur les branches. Aucune glande comparable à celle observée sur les *Avahi* ou les *Propithecus* n'a cependant été observée. Il est possible que cet animal utilise simplement sa salive comme substance de marquage à la manière des *Microcebus coquereli*.

POLLOCK a aussi remarqué des comportements de marquage comparables à ceux de *Propithecus*. Un marquage génital est accompagné, dans certaines occasions, chez le mâle par une émission d'urine; une zone marquée par frottement du museau est remarquée ensuite avec la région génitale.

Ces marquages semblent cependant plus rares que chez les Propithèques. Ils sont surtout effectués par les mâles et adultes essentiellement durant les mois d'été.

On peut donc considérer que les *Indri* sont probablement les moins olfactifs des *Indriidae*. Il est d'ailleurs intéressant de remarquer que parmi les Lémuriens c'est chez eux qu'on voit la plus grande réduction des bulbes olfactifs (HILL 1953).

D - *Signaux visuels.* — Lorsqu'il est dérangé, un *Indri* tend son corps et regarde fixement dans la direction du bruit. Les autres individus du groupe le regardent et cherchent alors la cause de l'alerte. Une certaine synchronisation existe en outre dans leurs différentes activités. Ils urinent par exemple de concert (POLLOCK 1975). De nombreux gestes signalés par POLLOCK montrent en outre une communication visuelle très fréquente : approche agressive, coup de patte, jeu, lutte, etc.

Source : MNHN, Paris

7) VIE SOCIALE.

(*a*) *Structure sociale.* — La structure sociale des *Indri* semble assez comparable à celle des autres *Indriidae*. A de très nombreuses occasions, nous avons en effet remarqué des groupes de deux ou trois individus seulement.

Il existe rarement, semble-t-il, des rassemblements plus importants; mais des groupes comprenant jusqu'à sept ou huit individus nous ont cependant été signalés. Ces groupes importants semblent avoir presque toujours été vus au voisinage de zones perturbées par des exploitations forestières, et nous pensons qu'il s'agissait là de groupements anormaux d'animaux chassés de leur domaine vital et se trouvant dans des conditions d'hyperconcentration. Il nous paraît intéressant de rapprocher ces observations de constatations similaires faites sur les Propithèques de l'Ouest et du Sud. Ce serait la dégradation du milieu qui favoriserait la formation de groupes plus importants. Cette modification pourrait avoir pour résultat de rendre l'espèce moins prolifique mais nous n'avons en fait aucune information assez précise pour étayer cette hypothèse.

Il est en tout cas évident que des groupes plus grands que les groupes classiques de trois ou quatre existent. Se produisent-ils, comme nous l'ont dit des bûcherons, à certaines époques de l'année? Seules des observations systématiques de longue durée, particulièrement pénibles dans la forêt de l'Est, pourraient permettre de le savoir.

Les études plus approfondies de POLLOCK (1975) confirment en partie nos observations : les groupes d'adultes ne doivent comprendre qu'une seule paire d'adultes et l'importance du groupe doit dépendre du niveau de tolérance de ceux-ci vis-à-vis des subadultes.

Il est très difficile de préciser la composition des groupes chez les animaux habitués à la présence d'un observateur. En effet, l'absence de dimorphisme sexuel empêche de distinguer les sexes. POLLOCK a cependant, avec des groupes familiarisés à sa présence, appris à distinguer les mâles par leur comportement sexuel, mais aussi par leurs réactions envers lui-même, considéré comme un prédateur, et par leurs relations avec les membres d'autres groupes.

Il a aussi pu reconnaître trois catégories d'âges chez les jeunes, par leur taille et l'état de leur développement : les jeunes d'un an et de deux ans sont faciles à distinguer. Les jeunes de trois ans ont généralement une taille un peu inférieure à celle des adultes et n'ont probablement pas encore achevé leur complet développement sexuel. Aucune compétition sexuelle n'a pu être remarquée à l'intérieur des groupes.

(*b*) *Domaine vital et territoire.* — L'évaluation du domaine vital réel des *Indri* présente d'assez grandes difficultés techniques, liées principalement aux conditions de terrain, au comportement des animaux et à la dégradation de leur habitat.

Des expéditions dans une zone de forêt primitive éloignée des implantations humaines ont été réalisées en août 1968 et en novembre-décembre 1969 (PETTER et PEYRIERAS, 1974), particulièrement pour recueillir des documents dans ce but. Il est en effet nécessaire pour ce type d'étude d'essayer d'éliminer toute influence susceptible de modifier les conditions normales.

Le choix d'une zone favorable pour cette étude était donc assez délicat.

Source : MNHN, Paris

Il existe des *Indri* à Périnet, station forestière bien connue sur la route Tananarive-Tamatave, et il est relativement facile d'y observer ces animaux. De nombreux chemins régulièrement entretenus permettent une pénétration aisée et, avec un peu de chance, il est même possible d'y filmer des *Indri* dans des conditions satisfaisantes. C'est d'ailleurs là que la plupart des photos, films et enregistrements magnétiques existant ont été réalisés.

Cependant la forêt de Périnet est malheureusement déjà très exploitée et la faune y a été chassée depuis longtemps. S'il y reste encore des *Indri*, c'est qu'ils y sont en partie protégés par des croyances locales; mais divers prélèvements, exploitation, et replantations ont modifié leur habitat et les autres Lémuriens diurnes y ont été presque tous exterminés.

Cette zone, malgré les avantages qu'elle présentait pour certains points de l'étude de la biologie des Indris, n'était donc pas satisfaisante pour l'étude de leur « domaine vital ».

Diverses prospections ont permis de déterminer une zone favorable dans le Nord-Est de Madagascar à environ 20 km à l'Est de Maroantsetra, dans la forêt de Fampanambo, dont les abords étaient accessibles par bateau en suivant la rivière Antanambalana. Trois heures de marche suffisaient ensuite pour atteindre le lieu d'étude et pour y établir un campement.

En juillet 1969, le travail a été réalisé pendant 11 jours sous une pluie presque permanente; en novembre 1969, pendant une semaine, un temps plus clément où alternaient en permanence les averses et le soleil, a rendu le travail plus agréable.

Sur une carte montrant la topographie de la région étudiée, on distingue une série de crêtes de direction principalement Nord-Sud et d'altitude moyenne d'environ 400 m, séparées par des vallées ne dépassant pas 100 à 200 m de profondeur. Une épaisse forêt couvre toutes les pentes et la vision est partout limitée par le feuillage (fig. 176).

Lors de ces deux expéditions, une vaste zone forestière a été explorée en détail par quatre observateurs en parcourant pendant les journées et une partie des nuits les chemins de crêtes d'une région montagneuse assez tourmentée. Les animaux ont toujours été très difficiles à observer et les différents groupes ont pu être repérés grâce à leurs cris dont les directions étaient déterminées au même moment depuis plusieurs points d'observation. Il fut ainsi possible de préciser leur localisation sur une carte, par recoupements et approches.

Généralement, après qu'un groupe d'*Indri* ait fini de crier, un autre groupe voisin commence à son tour puis d'autres prennent la relève de loin en loin. Le repérage exact est donc possible et il n'y a aucune crainte de compter deux fois un groupe en déplacement.

En rapportant les renseignements obtenus sur la carte, un cercle entourant une superficie d'environ 100 ha, pouvait être tracé sur la carte autour de chacun des groupes. Il est difficile de préciser dans l'état actuel des recherches si ces 100 ha correspondent à un « domaine vital » ou sont simplement la conséquence du relief très spécial de la forêt de l'Est. Chaque groupe nous a paru occuper une colline. Il est possible qu'ils puissent profiter ainsi d'une meilleure exposition en se déplaçant au cours de la journée, surtout le matin et le soir, en suivant la position du soleil.

Source : MNHN, Paris

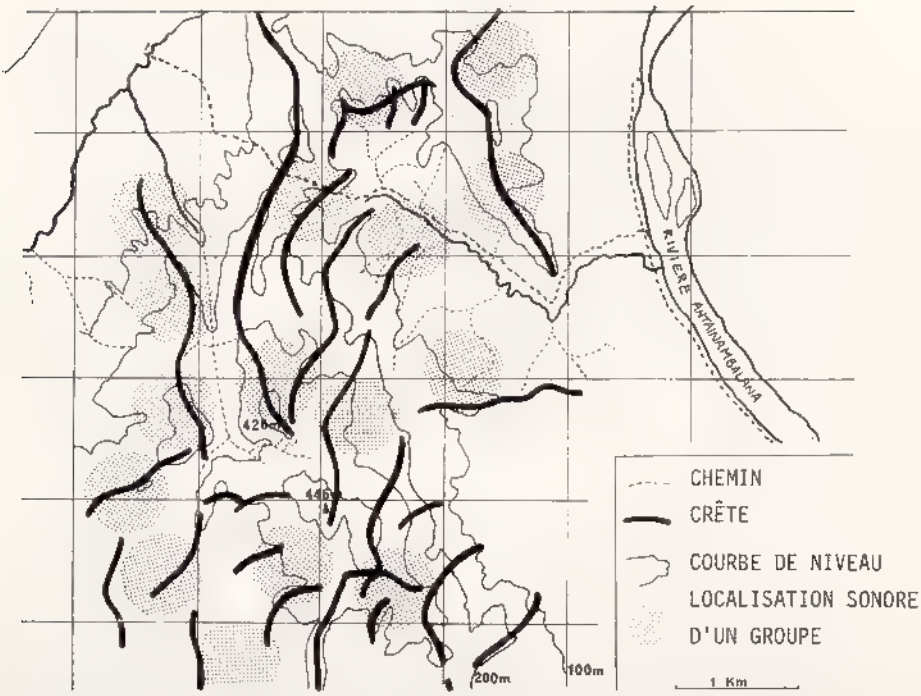


Fig. 176, *Indri indri*. Tentative d'estimation de densité dans une région située à l'Est de Maroantsetra, dans le Nord-Est de Madagascar.

Ces observations ont été assez limitées dans le temps mais nous avons pris la précaution de repérer les cris des animaux grâce à la présence de plusieurs observateurs situés en des points différents, ce qui permettait, par recoupements, une certaine précision dans les localisations. En outre, nous avons choisi deux périodes dans l'année en pensant tenir compte de la variabilité des vocalisation suivant la saison.

La concentration trouvée paraît cependant très faible, ou bien elle est caractéristique de cette région (située à la limite nord du peuplement des *Indri* et qui semble en cours de dépeuplement pour des raisons inexpliquées) ou bien notre technique de recensement était insuffisante.

Pollock, dans ses études beaucoup plus prolongées à la station forestière de Périnet mais aussi dans d'autres zones de forêt de la même région que l'on peut considérer comme presque vierges, a en effet trouvé une concentration d'animaux bien plus forte.

Il est possible, comme les travaux de Pollock le suggèrent, que les saisons que nous avions choisies ne correspondaient pas au maximum d'activité vocale des animaux (c'est en mars que les animaux crient le plus), que certains groupes soient restés muets pendant notre séjour. Il est cependant assez peu probable, vu les précautions prises, que des groupes en train de crier aient été confondus. Les études de Pollock réalisées dans plusieurs zones (forêt de Périnet, de Fierenana et de Maromiza), grâce à des observations longues et minutieuses dans des condi-

Source : MNHN, Paris

tions particulièrement pénibles (la plupart des groupes entendus ayant été aussi observés) ont permis d'estimer la grandeur des territoires à une superficie proche de 20 ha.

Les territoires de 2 groupes plus particulièrement observés dans une zone à forte concentration (forêt de Maromiza) étaient respectivement de 17 et 18 ha, ce qui correspond à une densité de 22,9 animaux/km².

L'intérêt des chiffres trouvés par POLLOCK est qu'ils représentent une biomasse d'animaux de 0,8 à 0,9 kg par hectare, ce qui est comparable à celle d'autres Primates foliivores de même type évaluée par HLADIK (1974) entre 4 et 15 kg par hectare.

Il semble toutefois que dans certaines conditions les *Indri* puissent modifier l'étendue de leur domaine vital : des observations faites en 1970 à la station forestière de Périnet (CHARLES-DOMINIQUE et HLADIK), ont montré dans cette zone une densité beaucoup plus grande. Des observations plus poussées réalisées non loin de cette région (PETTER et PEYRIERAS 1972) semblent prouver cependant que cette concentration est en fait en relation avec la dégradation de la forêt : les *Indri* chassés par la présence des bûcherons se concentrent dans les zones les plus tranquilles et peuvent momentanément présenter une densité plus grande. Les cris sont alors beaucoup plus fréquents que normalement, les animaux se répondant souvent et semblent plus excités par la présence de voisins. Des observations sur la route de Lakato, au Sud de la route Tananarive-Tamatave, près de zones d'exploitations forestières, montrent un même phénomène de concentration avec aussi des cris plus fréquents. A Antanambe (près de la côte Est, au Sud de Mananara), PEYRIERAS (comm. pers.) a remarqué la disparition des *Indri* dans toute une zone de forêt pendant un début d'exploitation par la « Société des Moulins de Dakar ». On voyait, dans cette région, de vastes zones sillonnées de pistes d'exploitations anciennes ou récentes à peu près vides d'*Indri* et, en bordure, dans la forêt non encore ou faiblement entamée, des zones exceptionnellement riches en animaux. La recolonisation des lieux par les animaux, constatée par PEYRIERAS, s'est faite plusieurs mois après le départ des prospecteurs.

Près de la route d'Anosibe, jadis si sonore en cris, il n'y avait en 1971 plus d'*Indri;* au cours d'un séjour de quatre jours dans la forêt, PEYRIERAS (comm. pers.) n'a pu en entendre un seul. Ils avaient probablement tous été chassés à cause d'une société d'exploitation forestière fortement mécanisée, qui était très active dans cette région.

Comme nous l'avons vu, les *Indri* sauvages sont normalement très sensibles. Les dérangements trop fréquents (même si on ne détruit pas complètement leur biotope) les font fuir. C'est probablement la cause des concentrations et des vides constatés. Un groupe ainsi dérangé a été observé et suivi pendant deux jours près de la route de Lakato (PEYRIERAS, comm. pers.). Les *Indri* fuyaient une zone perturbée où ils séjournaient précédemment et avançaient peu à peu sans bruit. Ils ont parcouru près d'un kilomètre avant de se fixer dans un endroit plus calme où ils ont été observés à plusieurs reprises par la suite.

Il est intéressant à ce propos de remarquer que quand ce groupe d'*Indri* traversa la « zone d'influence » d'un autre, les envahisseurs avançaient sans bruit, tandis que les envahis criaient souvent. Deux groupes, observés dans cette région et se trouvant au voisinage l'un de l'autre, se faisaient souvent face : dix fois de suite dans le même après-midi ils se sont répondu par des séries d'aboiements isolés.

Source : MNHN, Paris

Cette observation montre que les *Indri* possèdent des tendances typiquement « territoriales ». Les travaux de POLLOCK confirment ce fait : lors de l'étude intensive de trois groupes, à six occasions, des franchissements de la limite de déplacement d'un groupe furent observés. A chaque fois, l'intrusion a déclenché une bataille de chants. Aucune vraie bataille de mâles n'a été vue par POLLOCK, mais il a observé deux mâles adultes qui présentaient des blessures : la moitié de l'oreille gauche de l'un manquait, l'autre était borgne.

POLLOCK a observé que les mâles marquaient intensément après les rencontres aux limites; ils se nourrissaient peu, restant vigilants pendant les heures d'activité suivantes. Les marquages odorants paraissaient cependant également distribués à travers l'ensemble du territoire.

Relations inter-individuelles.

A - *Relations mère-jeune, développement du jeune.* — Les observations de terrain réalisées par POLLOCK (1975) nous permettent d'avoir une idée de l'élevage et du développement du jeune. Il dort avec sa mère chaque nuit pendant la première année. Au début, sur le ventre de sa mère roulée en boule et après, véritablement emboîté contre le dos de sa mère. Cette habitude devient moins régulière pendant la deuxième année.

Selon POLLOCK, le jeune, né en mai, tette trois à quatre fois pendant le jour et l'une des tétées dure au moins 30 minutes. La tétée commence toujours vers le milieu de l'après-midi quand la femelle s'est installée pour passer la nuit; la mamelle axillaire de la mère est atteinte par derrière par les enfants de plus de 3 mois.

L'environnement intéresse beaucoup le jeune de quelques semaines. Entre 4 et 6 semaines, au lieu de grimper au pelage de sa mère, il s'exerce sur les petites branches horizontales du voisinage. Au début, il s'agrippe seulement par les bras puis il utilise aussi les membres postérieurs et s'exerce peu à peu en refaisant sans cesse le même circuit de 4 à 5 sauts à côté de sa mère.

Occasionnellement il grignote des végétaux à partir de 2 mois, puis s'intéresse de plus en plus, en jouant, aux bourgeons et aux fruits. A partir de 4 à 5 mois, le jeune est porté dorsalement par la mère. A 6 mois, il se déplace souvent seul et a parfois des difficultés à suivre sa mère. Comme le signale POLLOCK, il fait alors des sauts difficiles et tombe de plus de 9 m de haut plusieurs fois par jour.

A l'âge de 8 mois, le jeune se déplace seul mais suit étroitement sa mère. Il hésite et fait cependant des détours pour éviter les trop gros troncs, ralentissant la progression de la troupe. A cet âge, les chutes sont très rares. Il ne tette que les jours de beau temps et la mère, libérée, mange moins.

A un an, le jeune ne tette plus mais mange plus que les autres. Il ne choisit d'ailleurs pas exactement les mêmes aliments que sa mère.

Pendant la seconde année, les relations mère-jeune se réduisent graduellement mais les deux animaux restent cependant relativement plus proches que les autres et mangent généralement ensemble.

Source : MNHN, Paris

B - *Autres relations sociales.* — Selon POLLOCK, les activités sociales des *Indri* sont très limitées et ne constituent qu'une faible partie des activités journalières.

On peut observer : des *grooming* réciproques, particulièrement sur le cou et la tête, des relations de soumission et de dominance, un individu faisant quitter sa place à un autre, des menaces accompagnées de manifestations sonores, des parties de jeu avec lutte silencieuse, surtout entre deux jeunes, des manifestations sexuelles entre le mâle et la femelle seulement.

Toutes ces activités ont été observées fréquemment par POLLOCK pendant les mois chauds d'été. Les jeux-luttes et les comportements sexuels étaient même limités à cette période (entre novembre et mars).

FAMILLE DES DAUBENTONIIDAE

Comme cette famille ne comprend qu'un seul genre, les caractères de la famille et génériques seront traités en même temps.

12. — Genre **DAUBENTONIA** E. Geoffroy

Daubentonia E. Geoffroy, 1795, *Décad. Philos. Litt.*, n° 28, p. 195.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX. — La famille des *Daubentoniidae* avec l'unique genre *Daubentonia* (*Scolecophagus* E. Geoff. 1795, Aye Aye Lacépède 1799, *Cheiromys* G. Cuvier 1800, *Cheyromys* E. Geoff. 1803, *Chiromys* Illiger 1811, *Psilodactylus* Oken 1816, *Myspithecus* Blainville 1839, *Myslemur* Blainville 1848), représenté actuellement par une seule espèce, *Daubentonia madagascariensis*, possède des caractères assez différents de ceux des autres Lémuriens.

Sa taille est comparable à celle des *Lemur*. Son pelage, en majeure partie noir, est formé de poils courts et de poils longs et raides. Sa tête est courte et ses oreilles ont un très large pavillon. Ses incisives, très développées, ont une croissance continue et sa formule dentaire est simplifiée. Son troisième doigt de la main est long, fin et très mobile. *Daubentonia* ne possède que des mamelles inguinales.

C'est un animal nocturne, généralement solitaire, qui passe la journée dans un nid de feuilles et de branchages qu'il construit généralement en haut d'un grand arbre. On le trouvait dans les restes de la forêt côtière de l'Est et du Nord-Ouest. Il est maintenant devenu extrêmement rare.

I. — SYSTÉMATIQUE

1) GÉNÉRALITÉS. — Le genre *Daubentonia* est nettement défini par ses caractères originaux qui l'isolent des autres animaux actuellement vivants. Ce nom doit être conservé car il est antérieur à la dénomination de *Cheiromys* proposée par G. CUVIER en 1800.

Pour les premiers naturalistes qui l'étudièrent, la position systématique de cet animal était assez floue; elle le resta pendant près de cent ans. On croyait qu'il

Source : MNHN, Paris

s'agissait d'un Écureuil et GMELIN le classa ainsi avec les Rongeurs. C'est grâce à un spécimen envoyé par SANDWITH en 1859 qu'OWEN put montrer clairement dans son magnifique travail sur l'anatomie de *Daubentonia*, publié en 1866, les différences fondamentales qu'il présentait avec les Rongeurs. Ces difficultés systématiques expliquent la multiplicité des noms que lui donnèrent les différents auteurs. On ne distingue actuellement qu'une seule espèce dans le genre : *Daubentonia madagascariensis* (Gmelin), mais des ossements correspondant à une forme de grande taille, maintenant disparue et ayant vécu récemment dans le Sud-Ouest de Madagascar, ont permis de décrire une autre espèce, : *Daubentonia robusta* Lamberton 1934.

Daubentonia madagascariensis (Gmelin) (fig. 177)

Sciurus madagascariensis Gmelin, 1788, Syst. nat., 13e édit., I, p. 152 (1).
SYNONYMES : *psilodactylus* Shaw, 1800; *daubentonii* Shaw, 1800.
NOMS MALGACHES : Hai-hai; ahay; aiay.
NOMS ÉTRANGERS : Aye-Aye (français et anglais); Fingerthiere.

Fig. 177, *Daubentonia madagascariensis*.

2) DESCRIPTION, VARIABILITÉ. — L'absence de séries de spécimens empêche de préciser s'il existe deux sous-espèces de *Daubentonia madagascariensis* comme l'ont pensé certains auteurs. Il est possible que les faibles variations remarquées sur les peaux ne correspondent qu'à des différences d'âge des individus récoltés.

(1) Type : Un spécimen découvert par SONNERAT en 1788 dans le Nord-Ouest de Madagascar (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris). — RODE, 1939 : 444, n° 153.

Source : MNHN, Paris

Le corps est généralement presqu'entièrement noir ou brun noir. Seuls la face, la poitrine et le milieu du ventre sont légèrement teintés de blanc. Les grands poils noirs du corps ont l'extrémité blanchâtre.

Une sous-espèce, *laniger*, aux poils plus laineux, a été décrite par G. Grandidier en 1928. C'est une variété de couleur café au lait foncé avec des taches blanches moins marquées et des oreilles plus longues. Schwarz (1931) pense qu'il ne s'agit que d'un spécimen en mue. Lavauden (1933) a cependant précisé que cet individu avait une queue relativement courte et que son pelage laineux ne ressemblait pas à un pelage en mue. Il en a conclu qu'il existait deux formes : une forme vivant dans la forêt côtière et la forme laineuse vivant en altitude (entre 500 et 800 m). Certains bûcherons auraient reconnu, selon Lavauden, l'existence de ces deux formes, l'une vivait en forêt secondaire, l'autre en forêt primaire. Nous n'avons pu recueillir aucune information pour préciser ce problème et il est malheureusement peu probable qu'il puisse encore l'être.

Une série de captures réalisées en 1966 et 1967, en vue de l'introduction d'animaux menacés dans une réserve spéciale, n'a permis de constater que quelques variations dans la couleur du pelage des animaux observés. Il faut cependant préciser qu'il ne s'agissait que d'animaux vivant près de la Côte. Aucune information sur l'existence des Aye-Ayes en altitude n'a pu être recueillie.

Tous les Aye-Ayes adultes capturés avaient à peu près la même couleur. Lors de l'observation de nuit, on a souvent l'impression de voir des animaux à tête plus blanche qu'en réalité. Ce fait est simplement dû à la plus grande luminosité des poils blancs à la lumière de la lampe électrique.

Seule, une vieille femelle maigre avec des dents proéminentes paraissait plus sombre. Son pelage contenait moins de grands poils blancs que les autres individus.

Les jeunes mâles ont la tête légèrement plus blanche que les femelles et surtout que les adultes.

Un mâle en captivité a perdu une grande partie de ses poils en quelques jours en juin 1967, bien que sa nourriture n'ait pas été modifiée. En 15 jours il refit un pelage magnifique.

Les animaux, au moment de leur capture, montraient un pelage plus ou moins beau. Une femelle adulte n'avait ainsi presque plus de longs poils et il est possible qu'une sorte de mue affectant l'ensemble des grands poils du pelage se produise périodiquement tous les ans ou tous les deux ans.

La queue, contrairement à ce qui a été observé sur les peaux, est toujours bouffante et paraît plus grosse qu'elle n'est en réalité, les poils qui la couvrent ayant une longueur de 10 à 12 cm.

3) Cytogénétique (fig. 178). — Le caryotype de *Daubentonia* (2N = 30, NF = 54) paraît très évolué dans la série des caryotypes des Lémuriens. On remarque l'accumulation d'un grand nombre de fusions centriques.

Il comprend 8 paires de chromosomes médiocentriques, 4 paires de chromosomes submédians et 2 paires de chromosomes acrocentriques. Le chromosome X est de taille moyenne et médiocentrique; le chromosome Y est un acrocentrique de petite taille.

Source : MNHN, Paris

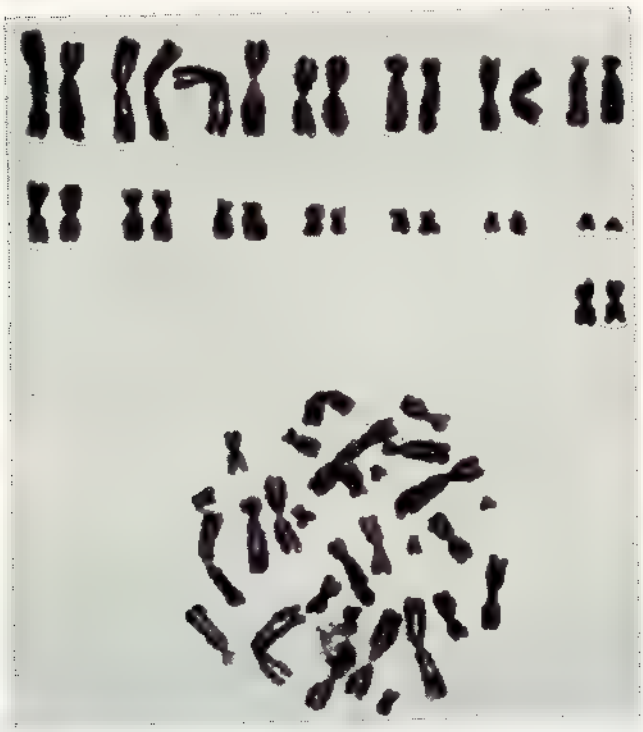


Fig. 178, chromosomes de *Daubentonia madagascariensis*.

II. — Conditions d'observation

Daubentonia madagascariensis étant un animal nocturne et rare il est très difficile de l'observer dans de bonnes conditions. Si l'on parvient à le repérer dans la forêt, il est cependant souvent assez facile de le suivre en l'observant grâce à une lampe électrique munie d'un filtre rouge pour le déranger le moins possible (fig. 179).

La présence d'un Aye-Aye dans une région se signale par ses nids situés au sommet des grands arbres et visibles sous forme de grosses boules de feuillage séché.

III. — Distribution géographique (carte 2) et habitat. Protection (fig. 180)

Malgré les quelques données que nous avons pu recueillir, il est évident que les observations éthoécologiques sur le Aye-Aye sont encore très insuffisantes et cet animal se raréfie de jour en jour... Les difficultés de son observation font que peu de naturalistes peuvent y participer et les tentatives d'élevage en vue de leur reproduction en captivité, réalisées jusqu'à ce jour, sont un peu décourageantes. Ce sont les raisons pour lesquelles nous avons voulu tout tenter pour assurer sa conservation dans son milieu naturel.

Pour cela, une étude historique et actuelle de sa répartition a été entreprise avant d'envisager des mesures pratiques de conservation.

Source : MNHN, Paris

Fig. 179, *Daubentonia madagascariensis*. Photo au flash dans la forêt. On remarque la réflexion de la lumière du flash sur son *tapetum lucidum*. L'animal dérangé émet des cris d'alarme.

Tenant compte de tous les témoignages de la littérature dont nous avons eu connaissance, l'aire de répartition du Aye-Aye comprendrait, sur la côte Est, la zone de forêt située entre Antalaha (au Nord de Maroantsetra) et Mananjary. Elle correspondrait, sur la côte Nord-Ouest, à une zone comprise entre Ambilobe et Analalava.

Kaudern, en 1914, signale son existence possible dans la forêt de l'Ankarafantsika sur la rive droite de la Betsiboka, mais Lavauden, en 1933, est certain qu'il n'y existait plus à cette date.

Decary nous a signalé qu'il avait lui-même trouvé un Aye-Aye au Sud de Farafangana sur la côte Est, ce qui prolonge l'aire de répartition de cet animal sur presque tout l'Est de l'île.

On trouve très peu de renseignements dans les collections car presque tous les spécimens portent la seule indication : Madagascar. Les quelques localités précisées entrent dans les limites envisagées ci-dessus.

Source : MNHN, Paris

Fig. 180, végétation dense de Nosy Mangabe. Dernier refuge des Aye-Ayes.

L'exemplaire décrit en 1928 par G. Grandidier aurait, selon Lavauden, été capturé au dessus de Beforona (entre Moramanga et Andevoranto). Ce spécimen figure dans les collections de l'Académie malgache.

Tous ces renseignements relatifs à la répartition du Aye-Aye étant assez anciens, nous avons tenté, avec Peyrieras, au cours de ces dernières années, de définir sa répartition actuelle. On peut considérer que le nombre des Aye-Ayes a diminué d'une façon dramatique depuis 30 ans. Ils ne sont presque jamais chassés par les bûcherons, mais comme tous les animaux étroitement adaptés à leur habitat forestier, ils disparaissent essentiellement à la suite des déboisements, or on peut considérer qu'actuellement ces déboisements augmentent d'une façon exponentielle.

1) Sur la côte Est, la forêt côtière au Nord de Tamatave a presque entièrement disparu, exploitée ou brûlée, parfois reboisée avec d'autres essences. Seuls, restent quelques îlots très abimés comme celui de Mahambo où nous avons pu voir des Aye-Ayes. Il en existait encore en 1975, mais la réserve est de plus en plus dégradée et l'on peut considérer que *l'avenir des animaux y est définitivement compromis.*

Les réactions de la population à l'égard de cet animal ne sont pas uniformes. Dans la région de Mananara et jusqu'à Rantabe, le Aye-Aye est vraiment « fady » (tabou). Dans les alentours de Maroantsetra, où les habitants sont en général plus marqués par la civilisation, c'est simplement un animal de mauvaise augure. S'il lui arrive quelquefois de se montrer dans un village, il faut alors le tuer pour conjurer le mauvais sort. L'animal est tué, exposé quelques heures en public puis enterré avec quelques rites variables suivant les endroits. Il n'est jamais mangé.

Source : MNHN, Paris

Ce cas s'est produit il y a quelques années à Mariarano, en janvier 1957 à Mahalevona et au début de mars 1957 à Antanidambo. A Antanidambo, par une coïncidence que les villageois ont facilement expliquée, une vieille femme est morte le lendemain de l'événement.

Des femmes de ce même village, ont deux fois depuis, raconté avoir vu un Aye-Aye près des maisons au petit matin.

Ces trois villages sont situés dans la forêt littorale mais celle-ci est tellement éclaircie par les coupes et les plantations qu'elle ressemble plutôt à une savane arborée.

La différence dans le « fady » serait une affaire de lieu et non de race. Les Tsimihety et les Betsimisaraka qui habitent cette région sont d'accord.

Dans la région de Maroantsetra, nous nous sommes enfoncés jusqu'à 25 km plus à l'intérieur des terres en partant de la côte à Rantabe, jusqu'à Beanana, à peu près à la limite de la grande forêt. Nous n'avons pas, là non plus, trouvé de Aye-Aye, mais, selon les bûcherons, on en rencontre le plus souvent près des tavy vieux de 3 à 6 mois (parcelles de forêts brûlées pour y faire de la culture). Les nombreux troncs morts à moitié brûlés contiennent des larves en abondance, ce qui les attirerait.

Au Sud de Tamatave, nous en avons aussi recherché sans succès à la limite de la grande forêt, près d'Anivorano et Ambalarondro. Les bûcherons que nous avons interrogés se sont montrés là aussi très réticents en général. D'après eux, le Aye-Aye existe dans la forêt, mais il a été impossible de leur en faire chercher et nous sommes restés trop peu de temps en forêt dans cette région pour faire une enquête plus poussée. C'est dans cette région que Ursch (*in* Millot 1952) s'était procuré plusieurs fois des Aye-Ayes avant la Deuxième Guerre mondiale.

Quoique nous n'en ayons pas vu nous-mêmes, il semble donc possible que le Aye-Aye puisse être trouvé aussi à une altitude beaucoup plus élevée, jusque vers 1 000 à 1 200 m. Mais ce doit être exceptionnel et la critique des témoignages nous incite à beaucoup de prudence. Au cours de plusieurs séjours à Périnet, Fanovana, Ambodiriana, près de Moramanga, nous avons interrogé à ce sujet le plus possible de bûcherons. Ces derniers, comme presque partout, ont peur de ces animaux mais plusieurs vieillards nous ont dit en avoir vu et avoir observé leur nid. D'après la plupart, on le trouve en pleine forêt et il est rare. Là aussi son apparition dans un village serait un présage de mort.

Nous n'avons pas pu recueillir d'informations sur leur répartition actuelle dans les régions situées plus au Sud. Dans les environs de Ranomafana, près d'Ifanadiana, il n'est pas connu des indigènes dont pourtant certains, comme des chasseurs de sangliers que nous avons interrogés, semblent bien connaître la faune.

2) Dans le Nord, on nous a signalé la présence de Aye-Ayes à l'Est de la Montagne d'Ambre. Nous en avons trouvé une dépouille exposée à l'entrée d'un village près de la petite forêt de Sahafary.

3) Dans l'Ouest, nous avons fait plusieurs séjours dans différents endroits de la forêt de l'Ankarafantsika à 100 km environ à l'Est de Majunga, où Kaudern avait signalé la présence possible de Aye-Ayes. Nulle part nous n'avons pu recueillir la moindre allusion à leur existence.

Source : MNHN, Paris

Il est certain, par contre, que les Aye-Ayes existent encore, plus au Nord, sur la côte dans la baie d'Ampasindava, où en 1931 l'expédition franco-anglo-américaine put récolter son seul exemplaire.

Un animal fut tué en février 1957 près du village d'Ambaliha; il semblait être connu de tous les bûcherons Sakalava de la région pour lesquels il est aussi considéré comme « fady ».

Là, comme partout, il est certainement aussi assez rare et la disparition rapide des forêts de toute la région du Sambirano, même celles de Palétuviers, laisse peu d'espoir pour son avenir.

Actuellement les régions de l'Ouest où l'on peut espérer encore trouver des Aye-Ayes semblent toutes d'un accès très difficile, loin des centres et des routes et il doit en être de même d'une façon générale pour la grande forêt de l'Est dont de vastes étendues, entre 400 et 1 200 m d'altitude, demeurent encore intactes. Cette grande forêt, en plus de son accès difficile et de son climat très humide, est d'une pénétration pénible; son sol très accidenté y complique singulièrement tous les problèmes.

Mesures de protection. — A la suite de nos observations dans la région de Mahambo, le Service des Forêts accepta, dès 1957, de classer la zone forestière correspondante en « Réserve forestière » et reçut pour cela une aide et un encouragement du *World Wildlife Fund* mais, craignant très justement (comme la situation actuelle le confirme) pour la conservation de cette zone trop convoitée, il fut décidé d'entreprendre d'autres mesures de sauvegarde.

Au cours des recherches méthodiques faites dans la forêt côtière orientale, une vingtaine d'animaux ont pu être localisés à proximité de certains villages. Ils y étaient irrémédiablement condamnés dans un avenir proche. Il fut donc décidé de les capturer pour les introduire dans une réserve créée spécialement : l'île de Nosy Mangabe située dans la baie d'Antongil, au Nord-Est de Madagascar.

Avant toute introduction, il fallait que le Gouvernement malgache acceptât d'ériger Nosy Mangabe en réserve. Cette petite île, qui avait été jugée idéale pour cette introduction, a une superficie de 520 ha. Elle est située à environ 6 km de la ville de Maroantsetra, et est entièrement couverte d'une forêt dense. Grâce à l'efficacité de M. Ramanantsoavina, Directeur du Service des forêts, le décret instituant la réserve spéciale a pu être signé en décembre 1966, ce qui permettait, après un minimum d'aménagements dans l'île (percement d'un sentier, plantation de quelques Cocotiers et Manguiers dans une zone dégagée de la plage afin d'offrir, dans l'avenir, un supplément de nourriture aux animaux), de procéder à des captures.

La première capture a été faite en octobre 1966. Treize autres ont pu être effectuées par la suite aux abords de différents villages de la côte, en utilisant les observations faites pendant plus d'un an et la technique mise au point lors de la première capture. Neuf animaux ont été débarqués à Nosy Mangabe et lâchés sur la plage devant plusieurs représentants locaux de l'Administration, et un film a été tourné à l'occasion de cette introduction.

Dès leur libération, les Aye-Ayes se sont dirigés vers les arbres au bord de la plage et ont immédiatement oublié la présence humaine pour reprendre un comportement normal. Une femelle avec son jeune a commencé à faire son nid, d'autres se sont mis à ronger les écorces, etc. et peu à peu les animaux ont disparu dans la forêt.

Source : MNHN, Paris

IV. — Caractères anatomiques

Malgré le grand développement des recherches anatomiques réalisés sur cet animal dont l'étrangeté a beaucoup excité la curiosité, (l'un des travaux les plus importants est celui d'Owen en 1862), nous nous limiterons dans cette étude, comme pour les autres Lémuriens, à une description des caractères importants pour leur valeur systématique ou pour la compréhension des caractères comportementaux.

Généralités. — Par l'ensemble de ses caractères anatomiques fondamentaux, cette espèce se rapproche nettement des autres Lémuriens. Elle s'en différencie cependant par quelques traits caractéristiques.

Les plus importants sont : l'allure de son crâne globuleux contenant un cerveau de taille relativement grande, une denture particulière qui l'a fait longtemps classer dans les Rongeurs, son troisième doigt de la main formant une tige très grêle et remarquablement mobile, la présence de griffes à tous les doigts et aux orteils sauf à l'hallux, l'absence de vésicule séminale et la position inguinale des mamelles.

Sa tête est courte et large, son menton est réduit; son cou est court et puissant; sa queue, assez forte, est un peu plus longue que le corps. Ses yeux sont proéminents et orientés vers l'avant. Les oreilles, très développées, forment de larges conques bien orientables. Les membres postérieurs sont plus longs et plus forts que les membres antérieurs.

(*a*) *Peau, pelage et glandes cutanées.* — Sa peau est uniformément couverte de poils, sauf sur le bout du museau, l'extrémité des membres, le scrotum et la partie antérieure des oreilles.

Chez le Aye-Aye, l'extrémité interne des doigts (sauf le troisième) et des orteils est garnie d'un coussinet relativement bombé.

Sur la paume, seuls les espaces interdigitaux sont garnis de vrais coussinets aplatis en écaille, et de petite taille. La surface de la sole plantaire est recouverte de verrues sans crêtes sauf sur les espaces interdigitaux qui portent des coussinets en écailles.

Le faible développement des coussinets sur la paume et sur la sole, qui différencie nettement cette espèce des autres Lémuriens, est probablement en liaison avec le fort développement des griffes dont la présence entraîne une moins bonne aptitude au saut, en même temps qu'une modification de la technique du grimper.

Le pelage est très différent de celui des autres Lémuriens. Il est formé de poils courts qui recouvrent uniformément tout le corps, et de poils raides et très longs qui, bien que moins denses, forment une sorte de 2e couche de fourrure. C'est ce second type de pelage qui donne la couleur générale de l'animal. Il est plus rare sur la face, la gorge, les avant-bras et la partie interne des membres. Sur la queue il n'existe que ce type de pelage et les poils sont gros, lâches et poussent uniformément sur toute la circonférence. Sur le dos et la queue, ils sont très longs, pouvant atteindre jusqu'à une dizaine de centimètres.

La peau du scrotum est la seule différenciation glandulaire cutanée spécialisée.

Source : MNHN, Paris

(*b*) *Crâne, dents* (fig. 181) *et cerveau.* — Le crâne du Aye-Aye est remarquable par la largeur de la boîte crânienne et la réduction de la partie faciale située en avant de l'orbite. Le prémaxillaire est cependant très développé.

Les sinus frontaux et sphénoïdaux sont très grands et de taille supérieure à ceux des autres Lémuriens. La mandibule a un condyle très abaissé, adapté à des glissements longitudinaux.

La denture ressemble à celle des Rongeurs : la formule dentaire est difficile à interpréter. On peut, avec quelques risques d'erreur dans l'interprétation, l'écrire $\frac{1}{1 \text{ ou } 0}\ \frac{1}{0 \text{ ou } 1}\ \frac{1\ 3}{0\ 3}$. Une longue barre sépare les incisives des autres dents qui sont très réduites. La couronne des molaires est plate, sans tubercule distinct, ce qui s'explique d'ailleurs par la forme des condyles. Les dents antérieures ressemblent à des incisives de Rongeurs : elles sont très longues et fortes; leur croissance est continue, avec pulpe permanente et ouverture persistante de la racine; l'émail n'existe qu'à la face antérieure. La première dent supérieure est soit I^1, soit I^2, soit la canine (Schwartz 1974); celle de la mandibule inférieure est peut-être une canine (Schwartz 1974). La formule de la dentition temporaire serait : $\frac{2\ 1\ 3}{1\ \ 2}$ et la dent spécialisée serait, selon Peters (1866), une incisive qui apparaîtrait dès la naissance entre les deux incisives temporaires, selon Schwartz, une canine. La présence de 2 prémolaires de lait chez cet animal rappelle beaucoup la dentition de lait des *Indriidae* (Schwartz 1974; Tattersall et Schwartz 1974) ce qui appuierait la suggestion de Gregory (1915) selon laquelle les *Daubentonia* dériveraient d'un ancêtre des *Indriidae*.

Les deux portions de la mandibule inférieure ne présentent pas de soudure osseuse sur la ligne médiane, mais sont reliées par des ligaments, ce qui permet une certaine dissociation de ces deux segments mandibulaires lors de l'usage des incisives.

Toutes les particularités du crâne du Aye-Aye peuvent être interprétées plus ou moins comme des conséquences de l'extraordinaire développement de ses incisives et de nombreuses études anatomiques et déductions tentent actuellement d'en expliquer l'évolution (Cartmill 1974; Groves 1974; Tattersall et Schwartz 1974; Saban 1975; Tattersall 1975; Gingerich 1975; Schwartz 1975; Seiler 1975).

Dans une étude du genre *Dactylopsila*, petit Marsupial de Nouvelle-Guinée, qui présente des différenciations rappelant celles du *Daubentonia*, Cartmill insiste sur la similitude des niches écologiques des deux animaux. A Madagascar, comme en Nouvelle-Guinée, le groupe des Oiseaux piciformes, qui sont normalement adaptés à la recherche des larves xylophages, est absent et c'est un Mammifère qui les remplace.

Les *Dactylopsila*, comme le Aye-Aye, se nourrissent en recherchant les Insectes sous les écorces qu'ils soulèvent avec leurs larges incisives et en fouillant les galeries avec un doigt allongé (le quatrième). Ils ont des griffes bien développées à tous les doigts sauf l'hallux. Ils diffèrent cependant du Aye-Aye par une taille plus petite et des incisives larges mais normales. Comme Cartmill (1974) le signale, il existe au moins deux espèces de *Dactylopsila* : *D. palpator* et *D. trivirgata* qui habitent la Nouvelle-Guinée. *D. palpator* a un doigt plus long et plus fin et des incisives

Source : MNHN, Paris

Fig. 181, crâne de *Daubentonia madagascariensis*, grandeur nature.

Source : MNHN, Paris

plus larges que *D. trivirgata*. Or, l'étude détaillée de leur crâne montre que la plupart des caractères morphologiques qui séparent les *Dactylopsila* des autres Phalangers distinguent aussi *Daubentonia* des autres Lémuriens. Tous ces caractères peuvent être interprétés comme les conséquences de forces réactionnelles à la pression des incisives inférieures sur le bois.

Ces travaux permettent de reconsidérer les idées admises sur la phylogénie du Aye-Aye et il semble bien que certaines comparaisons avec des crânes n'ayant pas subi de telles transformations ont beaucoup de chances d'être sans signification phylogénique, des causes différentes pouvant produire des effets comparables.

Dans leurs études de l'encéphalisation (mesure des indices d'encéphalisation) Bauchot et Stephan (1966) isolent nettement les *Daubentonia*. Leur indice (i = 704) étant en effet le double de celui des Lémurs et bien au-dessus de tous les autres Lémuriens.

Ce chiffre est difficile à interpréter, l'encéphale des Aye-Aye ne montrant, selon Bauchot et Stephan, apparemment de caractères ni spécialement primitifs (sinon la macrosmie), ni spécialement évolués; l'indice de néocorticalisation (i = 3265) situe aussi, selon ces auteurs, le Aye-Aye bien au-dessus des autres Prosimiens (*Microcebus* = 1250, *Propithecus* = 1733, *Lemur fulvus* = 2798).

L'explication de ce caractère pourrait être liée, selon Bauchot et Stephan, au régime alimentaire spécial de l'espèce et plus particulièrement au développement spécial des centres encéphaliques de l'audition.

Cette hypothèse mérite d'être vérifiée, mais nous paraît hautement probable. Non seulement l'audition, mais aussi le sens tactile du doigt, l'olfaction, la vision et la sensibilité des lèvres sont impliqués dans la spécialisation alimentaire du Aye-Aye et doivent contribuer au développement de zones spécialisées de l'encéphale. Aucune étude de l'audition du Aye-Aye n'a encore été faite. Son comportement, lorsqu'il cherche des larves, et la taille considérable de ses oreilles, en font supposer cependant la grande importance.

L'étude anatomique de sa cavité nasale (Schilling, comm. pers.) montre aussi un développement sans commune mesure avec celui des autres Lémuriens. Il possède en effet non seulement 5 entoturbinaux (comme *Hapalemur*) alors que les autres Lémuriens n'en ont que 4, mais au lieu d'une couche d'ectoturbinaux, il en possède 3, la deuxième et la troisième comprenant 8 ou 9 ectoturbinaux. L'architecture des fosses nasales de cette espèce est d'ailleurs, selon Schilling, complètement différente de celle des fosses nasales des autres Lémuriens.

Les Aye-Ayes possèdent visiblement aussi un sens tactile très développé, le troisième doigt, fonctionnant très souvent comme un palpe, doit correspondre à un développement néocortical important.

Ses yeux semblent bien adaptés à une vision très rapprochée (Pariente, comm. pers.).

La forte mobilité de ses lèvres, quand il se nourrit, laisse en outre supposer une grande sensibilité de cet organe. Une spécialisation particulière des muscles oraux lui permet d'ailleurs de faire des mouvements de lèvres comparables à ceux des Lagomorphes et des Rongeurs (Seiler 1975).

Source : MNHN, Paris

(*c*) *Membres.* — Les proportions relatives des membres du Aye-Aye sont un peu différentes de celles des Lémurs. Selon JOUFFROY (1975), les membres antérieurs sont relativement moins courts (111 % de la longueur du tronc), les membres postérieurs sont parmi les plus longs (135 % du tronc) et l'index intermembral ressemble à celui des *Cheirogaleinae* (70 %). Comme dans ce groupe d'ailleurs, selon JOUFFROY, le bras est plus long que l'avant-bras, les trois segments du membre postérieur sont à peu près égaux et la main, ainsi que le pied, sont exceptionnellement longs pour sa taille (chacun 45 % de la longueur du tronc).

La main, contrairement à ce qui est de règle chez les Primates, est plus spécialisée que le pied; elle est très étroite, possède un troisième doigt complètement modifié et un quatrième doigt très long (presque 1,5 fois la longueur du deuxième ou du quatrième).

L'un des traits les plus curieux du Aye-Aye est l'existence du troisième doigt spécialisé (fig. 182). Sa longueur est inférieure à celle du quatrième, mais il est beaucoup plus fin. Il présente une dextérité remarquable à cause du développement du métacarpien qui, chez le Aye-Aye, se prolonge au-delà de la paume et forme une sorte de phalange surnuméraire. En outre, la phalange est particulièrement longue. Ce dispositif entraîne une flexibilité remarquable du doigt.

Fig. 182, *Daubentonia* se grattant l'œil avec son troisième doigt.

Source : MNHN, Paris

Ce troisième doigt est cependant incapable de saisir un objet et sa force est faible. Il ne participe pas ainsi au travail normal de la main et n'est utilisé que comme une sonde et un instrument pour palper ou gratter. De véritables griffes terminent chaque doigt de la main.

Le pied est assez semblable à celui d'un *Lemur;* le pouce, très développé, est bien opposable au reste de la main qui peut ainsi saisir une branche avec une prise solide. Le pouce possède un ongle plat, les autres doigts sont aussi terminés par des griffes formées d'une double matrice (Le Gros Clark 1936).

(*d*) *Autres caractères.* — De nombreux autres caractères, comme le développement inhabituel de certains muscles, reflété par exemple par l'insertion occipitale du trapèze (Jouffroy 1962) sont certainement aussi en relation avec l'adaptation alimentaire spéciale de l'animal.

La langue du Aye-Aye est assez étroite et a une extrémité arrondie. Sa portion libre est courte. Une sublingua, adaptée à la taille des incisives, peut glisser entre elles pour les nettoyer. Le tractus digestif est comparable dans sa forme et sa taille, à celui des Lémurs.

V. — Caractères écoéthologiques

1) Posture, locomotion, manipulation.

A - *Postures.*

(*a*) La posture à l'arrêt, juste avant la marche, paraît très semblable à celle des *Lemur.*

(*b*) Au repos, *Daubentonia* cherche généralement à se rouler en boule de façon assez comparable à celle des *Lemur* avec sa large queue recouvrant le corps. Dans son nid, il est fréquemment couché sur le côté.

(*c*) Pendant qu'il se nourrit, il peut présenter des postures très variées, agrippé contre un tronc vertical ou sous une grosse branche.

B - *Locomotion.* — Selon nos observations dans la nature, il se déplace sur les branches comme un *Lemur* et dans tous les milieux où peuvent vivre ces animaux. Il est cependant moins habile dans ses déplacements horizontaux, mais ses griffes lui donnent des possibilités plus grandes pour s'agripper fortement sur un gros tronc vertical où il peut avancer en cherchant les trous de larves xylophages et attaquer les écorces avec ses dents dans des positions impossibles à adopter pour des Lémurs. Un film (Petter 1967 Le Aye-Aye de Madagascar), réalisé avec Peyrieras et Gobert au cours de différents séjours à Madagascar et notamment au cours du lâcher sur l'île de Nosy Mangabe des Aye-Ayes capturés, montre bien la locomotion du Aye-Aye dans différentes conditions.

Lors de leur lâcher sur l'île de Nosy Mangabe, les Aye-Ayes, après avoir cheminé sur la plage, augmentaient leur allure en arrivant près d'un arbre; ils sautaient alors sur la base du tronc qu'ils embrassaient tout en s'agrippant avec leurs griffes et où ils montaient par saccades rapides, comme par bonds successifs, les quatre

Source : MNHN, Paris

membres se soulevant presque en même temps après une détente des membres postérieurs pour s'agripper plus haut. Leurs griffes leur permettent aussi de s'agripper aux plus fines branches où ils peuvent même se suspendre par les pattes arrière, uniquement grâce au crochet formé par les griffes.

Fig. 183, *Daubentonia* vu de face pendant un saut sur le sol.

Leur démarche sur les branches est nettement moins rapide que celle des *Lemur*. Leurs sauts sont moins longs et plus prudents. Souvent, notamment dans les passages d'une extrémité de branche à une autre, ils semblent faire très attention à ne pas tomber, ne lâchant une branche que quand ils en tiennent une autre.

Comme le montrent les observations sur les captures, leur manque de crainte de l'Homme, ainsi que la faible rapidité de leur démarche, permettent à un grimpeur agile de les attraper sur les branches, même au crépuscule.

Quand un Aye-Aye saute sur le sol, les quatre pattes touchent le sol en même temps. Le jeune animal que nous avons observé en captivité cognait alors quelquefois le sol avec ses dents, sa grosse tête étant entraînée par son poids lorsqu'il sautait depuis une chaise et retombait lourdement sur les quatre pattes écartées. Lorsqu'il marche sur le sol, la démarche paraît très saccadée car les bras font un mouvement très ample vers l'avant. Cette particularité est en relation avec la gêne causée par le troisième doigt qui, pendant la marche, doit rester replié au-dessus de la main. La patte s'appuie ainsi surtout sur la paume ou l'extrémité du poignet, ce qui, avec l'ampleur verticale des mouvements du bras, explique l'apparence de raideur mécanique pendant la marche. Cette démarche ne se prête pas à un déplacement rapide.

Source : MNHN, Paris

Fig. 184, marche du *Daubentonia* sur terrain nu. Images d'un film tourné à 24 images seconde (1re, 7e, 13e, 19e, 25e, 31e, 37e, 43e, 49e et 55e images).

Source : MNHN, Paris

Les Aye-Ayes descendent de temps en temps sur le sol au cours de la nuit. Ils peuvent même, au moins dans les zones dégradées où nous les avons observés, faire de longs parcours à terre. Ils préfèrent alors suivre un sentier ou un terrain découvert, mais leur réflexe est de grimper dès qu'ils rencontrent une souche, un arbre ou même un piquet planté dans le sol. Les nids ont souvent été observés dans des arbres à proximité de sentiers; un animal a même été vu au mois d'août tôt le matin se déplaçant sur un sentier près d'un village (PEYRIERAS comm. pers.).

C - *Manipulation* (fig. 185 à 188). — Les spécialisations anatomiques du Aye-Aye, en rapport avec le régime, forme du troisième doigt et développement des incisives, sont remarquables. Nous verrons, à propos du régime, comment il utilise son troisième doigt et ses incisives pour rechercher et manger les larves d'insectes ainsi que pour vider les noix de coco ou pour boire. D'une façon générale, le troisième doigt est utilisé avant toute autre action comme palpe. Avec cet outil il gratte délicatement et dégage un endroit intéressant comme l'orifice d'un trou de larve, par exemple. Les mouvements rapides et précis de son extrémité munie d'une petite griffe pourraient ressembler à ceux de la petite brosse d'un graveur au cours d'un travail délicat.

Nous n'avons jamais vu utiliser le troisième doigt en percussion, comme l'ont décrit d'anciens auteurs. Ce troisième doigt est un instrument très spécialisé qui, comme nous l'avons vu plus haut, semble très embarrassant et rend la main peu adaptée à la marche et à la préhension.

Pour la préhension de petits objets, le Aye-Aye ne peut utiliser sa main correctement. Il peut juste retenir un œuf en le calant avec la paume d'une de ses mains pendant qu'il le vide.

2) RYTHME D'ACTIVITÉ. — Le Aye-Aye quitte son nid régulièrement à la tombée de la nuit, s'il ne pleut pas trop fort (la sortie du nid avait lieu un peu après 6 heures en novembre, vers 6 h 30 fin décembre). Il est alors possible de le distinguer et de le suivre pendant un quart d'heure environ; s'il n'y a pas clair de lune, l'observation devient ensuite à peu près impossible, car l'animal peut se déplacer assez rapidement et dans le plus grand silence dans le haut des arbres. Une lampe électrique est fort utile, mais son usage continu fait fuir les animaux. Au clair de lune, les observations sont relativement aisées, car on peut suivre la marche de l'animal et ne l'éclairer que périodiquement, pour contrôler ses activités.

Le Aye-Aye rentre à son nid avec la même régularité qu'il met à en sortir, juste avant le lever du jour (au début de novembre, il rentrait vers 4 heures du matin; fin décembre, à 3 h 30) avant que la moindre lueur n'annonce le lever du jour pour l'œil de l'observateur.

Sauf pendant les fortes pluies, nous n'avons jamais observé de Aye-Aye restant longuement immobile, comme c'est le cas pour d'autres Lémuriens nocturnes. A la sortie du nid, il s'arrête souvent quelques minutes sur les branches les plus voisines, et, souvent suspendu par trois pattes au-dessous d'une branche, se gratte avec le pied pendant un long moment. Parfois, il va ensuite chercher et rapporte au nid quelque rameau qu'il cueille entre ses dents sur l'arbre même ou sur un arbre proche. Il s'éloigne ensuite, et gagne les arbres fruitiers où il a coutume de prendre son premier repas (Manguier ou Cocotier). Une ou deux heures plus tard, il se met en quête de larves, en explorant des branches mortes.

Source : MNHN, Paris

Fig. 185, *Daubentonia madagascariensis.* — En haut : animal buvant du lait de noix de coco à l'aide de son troisième doigt.

Fig. 186, main de *Daubentonia.* — On remarque l'articulation du troisième doigt.

Les déplacements nocturnes du Aye-Aye ont généralement l'allure d'une promenade avec inspection continuelle. Il mettra une heure pour parcourir cent mètres. Cependant, il peut aller beaucoup plus rapidement : il est presque impossible de poursuivre un Aye-Aye qui s'enfuit dans l'obscurité, même si le sous-bois n'offre pas d'obstacle important.

Source : MNHN, Paris

Fig. 187, jeune *Daubentonia* se servant de son troisième doigt pour « palper » le tour d'un ongle.

Fig. 188, *Daubentonia* mangeant un œuf.

Les conditions météorologiques peuvent influencer le rythme d'activité des Aye-Ayes mais les observations précises manquent pour établir des corrélations. Il semble cependant que nos Aye-Ayes captifs étaient plus actifs et avaient une odeur plus forte pendant 8 à 10 jours au cours du mois.

Source : MNHN, Paris

Les Aye-Ayes semblent peu influencés par la pluie, continuant leur activité comme par temps sec; ils sont peut-être un peu plus actifs quand la lune éclaire la forêt.

3) Abri : le nid et sa construction (fig. 189 et 190). — Dans les zones en bordure des villages où les Aye-Ayes existent encore, les arbres choisis pour construire les nids sont souvent situés non loin de Cocotiers. Un Aye-Aye possède le plus souvent plusieurs nids (généralement 2 à 5), construits presque toujours très haut, entre 10 et 15 m, rarement à quelques mètres seulement. L'arbre choisi pour édifier un nid contient en général beaucoup de lianes. Des vieux nids peuvent être habités; dans ce cas, ils sont en partie refaits et on peut y distinguer des rameaux frais.

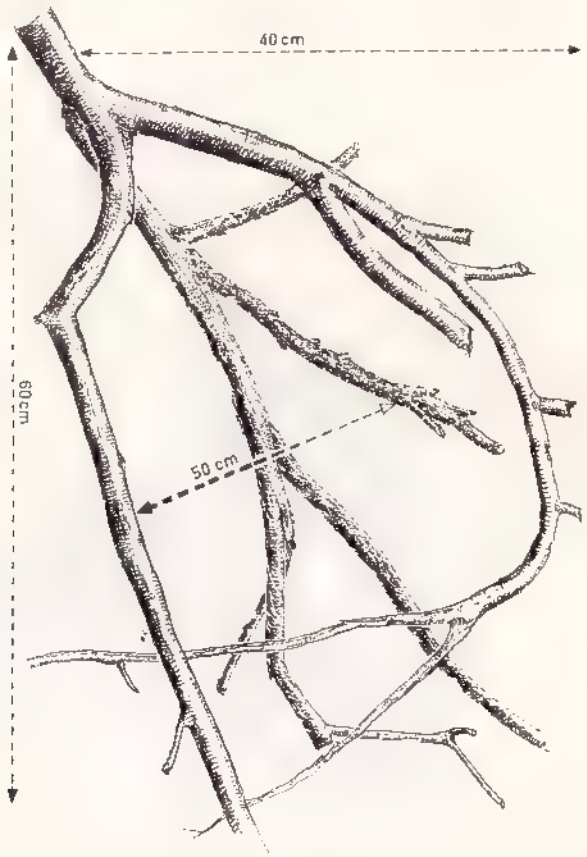


Fig. 189, type de fourche d'arbre choisi par *Daubentonia* pour construire son nid.

Les nid sont été trouvés le plus fréquemment sur des Badamiers (*Terminalia catappa* Linn.), Hintsy (*Afzelia bijuga* A. Gray), Copalier (*Trachylobium verrucosum* Gaertn.) ainsi que sur des Manguiers et des Litchis. Trois ont été observés sur des Fougères épiphytes, en forme de coupe, accolées le long des troncs (l'un

Source : MNHN, Paris

d'eux, un vieux nid, à environ 10 m de haut, était habité par un Insectivore *Tenrecidae* (*Setifer setosus*), qui y a été trouvé endormi. Deux nids ont été trouvés sur des Cocotiers; l'un d'eux était entièrement fait de feuilles de Cocotiers. On pouvait voir à travers ses parois, mais il avait une forme sphérique normale avec un trou bien net d'un côté, seul endroit par où l'animal pouvait sortir.

Fig. 190, nid d'un *Daubentonia*.

Le nid a le plus souvent une forme ovoïde. Si l'arbre est très touffu, sa partie supérieure peut cependant être construite d'une façon fort lâche. Il possède toujours un trou net d'une quinzaine de centimètres de diamètre sur l'un de ses côtés. Ce trou est souvent un peu bouché quand l'animal est dans le nid, mais il n'y a pas d'autre orifice de sortie. L'orientation du trou est variable, elle dépend de la place de la branche qui est la plus favorable pour arriver au nid.

Source : MNHN, Paris

Le nid est, le plus souvent, installé au niveau d'une fourche, ou dans un enchevêtrement de lianes. Il est construit avec des matériaux pris en général à quelques mètres du nid sur l'arbre même où il est situé mais, quelquefois, la proximité d'autres arbres favorise un certain mélange de matériaux. Un nid habité par deux femelles, la mère et la fille, récemment construit sur un ancien nid, à environ 8 m de haut, était entièrement édifié avec des rameaux d'environ 50 cm de «Longozo» (*Aframomum danielli* Hook.) que les animaux avait donc dû descendre chercher sur le sol. Il était entouré de lianes urticantes des genres *Figus* (*Urticaceae*) et *Smilax* (*Asparaginae*, *Avetro* en Betsimisaraka) qui n'avaient pas été utilisées pour édifier le nid,

Les parois sont faites de rameaux feuillus plus ou moins entrelacés d'environ 50 cm de long. La partie supérieure peut être formée de feuilles séparées, posées relativement à plat et retenues entre des rameaux feuillus. Les Rats ordinaires, nombreux à proximité des villages construisent parfois dans des enchevêtrements de lianes des nids ronds qui peuvent être confondus avec le nid de Aye-Aye, mais ils ne sont formés que de feuilles sans rameaux. Un nid de Aye-Aye, trouvé dans un Badamier, était cependant uniquement fait d'énormes feuilles de Badamier sans branches.

L'intérieur du nid ne contient pas, comme le disent certaines légendes malgaches, de branche particulière pouvant servir d'oreiller au Aye-Aye.

Des observations intéressantes sur la construction du nid ont pu être faites lors du lâcher des animaux capturés sur l'île-réserve : une femelle qui venait d'être lâchée avec son jeune vers 16 h 30 commença immédiatement à construire son nid sur un gros Hintsy *(Afzelia bijuga)* en bordure de la plage.

L'animal observé avait choisi une coupe, formée de fougères épiphytes, à environ 6 m de haut le long du tronc. Il y posa tout d'abord une vingtaine de rameaux sans chercher à les entrelacer. Quatre ou cinq, posés maladroitement, tombèrent tout de suite lorsqu'il les plaça. Il construisit ensuite les parois latérales du nid en se plaçant au milieu de la plate-forme et en posant tour à tour les branches autour de lui. En apportant des matériaux, il entrait toujours par le même côté du nid en construction. Certaines branches étaient simplement posées, d'autres étaient enfoncées mais, souvent, quand il mettait une nouvelle branche, la précédente tombait. Les rameaux de la grosseur du doigt étaient sectionnés rapidement par les incisives puis transportés entre les dents. Les branches étaient coupées d'abord le plus près possible tout autour du nid à 2 m ou moins, puis un peu plus loin, rarement à plus de 4 m. Il retournait les chercher deux ou trois fois près du même endroit puis il allait d'un autre côté. Pour faire le nid il utilisa environ une soixantaine de rameaux qu'il entrelaça plus ou moins. Parfois le Aye-Aye peut se tromper sur l'évaluation de l'importance de la branche qu'il coupe. Sur une scène du film, on voit l'animal couper un rameau d'environ 1,50 m et essayer sans succès de le tirer vers le nid en le tenant entre ses incisives par l'extrémité coupée. Il dut ensuite le recouper, pour en apporter une partie, au gabarit normal, jusqu'au nid.

Une telle construction peut être faite assez rapidement : le Aye-Aye est constamment actif pendant environ une heure et ses voyages se succèdent sans interruption pour effectuer les transports.

Le jeune d'environ un an qui était avec la femelle resta à proximité du nid en construction, gênant quelquefois sa mère en essayant de participer maladroite-

Source : MNHN, Paris

ment à son travail et faisant même à un moment écrouler une partie de la construction. Il coupa lui aussi quelques branches qu'il vint simplement déposer sur le nid.

En captivité, les Aye-Ayes sont capables de construire dans les mêmes conditions un nid dans un coin d'une pièce, à même le sol, si on leur donne les matériaux nécessaires. Dans la grande cage où vivaient nos animaux captifs, des rameaux étaient régulièrement disposés tous les jours pour préserver les branches de l'arbre inclus dans la cage, et ils étaient utilisés par les animaux pour tapisser une grosse caisse en bois (où ils passaient la journée ensemble).

La construction du nid est faite surtout le matin, avant le lever du jour. C'est aussi à ce moment que presque tous les jours des rameaux frais sont ajoutés au nid utilisé.

Contrairement à un renseignement donné parfois, le nid est fréquenté plusieurs jours de suite; il peut même être abandonné momentanément, puis réutilisé. Le nid peut être abandonné pour cause accidentelle : nous avons observé deux jours de suite un Aye-Aye occupant un nid dans un Cocotier; le soir du deuxième jour, une grosse palme sèche est tombée de l'arbre avec fracas au moment où l'animal sortait du nid : il n'y est pas rentré le lendemain matin. Une autre fois, cependant, un nid que nous avions secoué et légèrement endommagé pour faire sortir l'animal pendant le jour, a été réoccupé le lendemain matin; le Aye-Aye que nous avions dérangé était sorti de son nid; puis il y était rentré presqu'aussitôt; il s'était levé normalement vers 18 heures, et avait alors légèrement réparé le nid en y ajoutant quelques rameaux.

Le nid de Aye-Aye abandonné est le plus souvent envahi par les Fourmis qui sont partout très abondantes; il peut servir de logement en outre aux Rats qui sont nombreux près du village; nous y avons trouvé un *Cheirogaleus* et un *Setifer*.

4) Régime alimentaire. — Le Aye-Aye se nourrit de fruits variés et de larves. Toute son activité nocturne est consacrée à la recherche de la nourriture; il dépense même une énergie surprenante pour la collecte de larves souvent minuscules.

Aux abords des villages, les fruits fournissent un appoint très important. Les noix de coco surtout, qui sont là en permanence et sur lesquelles il se rabat dès que les fruits saisonniers ont disparu. La noix est toujours attaquée alors qu'elle est encore fixée sur l'arbre; le Aye-Aye la choisit encore incomplètement mûre, de couleur plus ou moins verte; elle est alors pleine de « lait » et sa pulpe molle n'a qu'un demi centimètre environ. Avec des mouvements violents de tête, il ronge et arrache rapidement la fibre d'un large secteur; la noix elle-même est ensuite rongée activement : pour ce travail les incisives inférieures travaillent comme une gouge tandis que les incisives supérieures servent d'appui, ce qui permet un travail en finesse. Il fait ainsi un trou rond de 3 à 4 cm de diamètre; cette opération très bruyante dure environ deux minutes. Il extrait ensuite le jus, puis la pulpe, le plus complètement possible malgré la petitesse de l'orifice; pour cela, il trempe son troisième doigt, puis l'amène à sa bouche qui reste tout près du trou, avec des mouvements extrêmement rapides. Il arrive ainsi parfois à gratter presque toute la pulpe, ne laissant qu'un petit secteur, juste à l'opposé du trou. La noix ainsi vidée est abandonnée sur l'arbre, où elle peut rester trois ou quatre jours avant de tomber. On trouve, à la base des cocotiers ainsi attaqués, une grande quantité de noix dont la coque fibreuse est rongée de façon caractéristique, et la noix percée d'un petit trou rond.

Source : MNHN, Paris

Pendant la saison de fructification, le Aye-Aye mange aussi les fruits des Litchis et des Manguiers. De ces derniers, il ne consomme que la partie la plus mûre. Il transporte souvent la mangue entre les dents pendant quelques mètres, puis se suspendant par les pieds, il ronge commodément le fruit en le faisant tourner avec les mains devant la bouche.

La recherche des larves dans les vieux troncs représente une partie importante de l'activité nocturne du Aye-Aye. L'animal se promène lentement le long des branches, parfois suspendu au-dessous d'une branche horizontale, examinant soigneusement chaque centimètre. Il est difficile de dire si la détection se fait par l'ouïe ou l'odorat : il garde constamment le nez contre la branche, mais quand il ralentit sa démarche, il semble incliner la tête, orientant vers l'écorce l'une de ses larges oreilles ou bien, pointant le museau vers l'endroit intéressant, il y oriente ses larges pavillons. Cette recherche le long des bois morts peut l'amener jusqu'au ras du sol; nous l'avons vu, une nuit, faire avec attention le tour d'un enclos, marchant lentement sur une petite barrière, haute d'un mètre environ, faite de branches posées sur des piquets.

Quand il a détecté une larve, il attaque avec violence l'écorce, à l'aide de ses incisives (fig. 191 et 192). Ses dents peuvent alors lui servir de pince et il arrache l'écorce grâce à la force de son cou. Le trou découvert, il y introduit son troisième doigt comme un goupillon, qu'il agite fébrilement, parfois en le tournant, le tirant et le poussant plusieurs fois; puis il le passe d'un geste rapide dans sa bouche avant de recommencer la même manœuvre. Il semble qu'il réduise la larve en bouillie pour la ramener à sa bouche plutôt que de l'extraire entière.

Fig. 191, *Daubentonia* arrachant l'écorce d'une branche pour chercher l'orifice d'une galerie de larve xylophage.

Source : MNHN, Paris

Fig. 192, *Daubentonia* fouillant une galerie de larve xylophage avec son troisième doigt. Il concentre son attention et oriente ses larges oreilles vers l'orifice qu'il a mis à nu en arrachant l'écorce.

Fig. 193, *Daubentonia* fouillant avec son troisième doigt le noyau d'un fruit de Badamier dont il a préalablement rongé l'extrémité.

Source : MNHN, Paris

Un autre mets de choix est constitué par les larves qui parasitent la graine des fruits de Badamier (fig. 193). En janvier, tous les soirs, quand il ne pleuvait pas trop, un Aye-Aye au moins se rendait dans un Badamier dont les fruits encore verts étaient de la taille de petits abricots.

Pendant plusieurs nuits, nous avons observé un animal qui semblait consommer une grande quantité de ces fruits. En fait, la collecte des débris sur le sol, puis une observation plus poussée, nous ont montré qu'il ne faisait qu'ouvrir le fruit et le noyau pour ne manger qu'une larve mesurant environ 7 mm à l'intérieur.

L'animal évoluait sur les branches, au milieu des larges feuilles de Badamiers, cueillait un fruit avec les dents puis s'installait pour le ronger. Parfois, il se tenait suspendu par les pieds. Tenant le fruit dans les mains, il arrachait tout d'abord la pulpe verte à une extrémité et rongeait ensuite très activement l'extrémité du dur noyau, ce qui durait 20 à 30 secondes et faisait un bruit perceptible d'assez loin. Cette phase était suivie d'une période de silence, pendant laquelle nous avons vu le Aye-Aye, tenant le fruit d'une main, utiliser le troisième doigt de l'autre main, qu'il enfonçait en le tournant sur lui-même dans le trou, puis qu'il entrait rapidement dans sa bouche. Les autres doigts, surtout le quatrième et le cinquième, étaient alors repliés et fortement écartés du troisième. Il recommençait le même manège deux ou trois fois; la période de silence se terminait par le bruit de la chute du fruit sur le sol, et l'animal se déplaçait ensuite à la recherche d'un autre fruit. Par les mouvements de son doigt, le Aye-Aye écrase la larve dans le noyau. Il en ramène ensuite les débris dans sa bouche.

Il y avait sous l'arbre de nombreux fruits rongés à une extrémité, et dont l'amande avait disparu et un certain nombre de fruits entiers qui avait probablement été cueillis et lâchés par le Aye-Aye; bien qu'apparemment normaux, ils contenaient tous une petite larve, qui occupait toute la place de l'amande dont il ne restait qu'une mince peau brune. Nous avons assisté à des repas de larves correspondant à une quarantaine de fruits, ce qui nous a paru représenter un travail disproportionné avec la quantité de nourriture récoltée. Le Aye-Aye peut rester ainsi plus d'une heure dans un Badamier. Nous avons examiné les fruits d'un autre Badamier du voisinage : aucun n'était attaqué par le Aye-Aye et aucun ne contenait de larve.

Nous avons observé plusieurs fois un Aye-Aye s'arrêter longuement dans un arbre à pain *(Arctocarpus)*. Il semblait sucer les bourgeons terminaux des rameaux; nous n'avons pu déterminer s'il était réellement intéressé par la plante ou par un parasite, comme pour les fruits du Badamier. Aucun des bourgeons que nous avons cueillis ne contenait de larve d'Insecte, mais le temps que l'animal passait dans l'arbre et le soin qu'il portait à l'opération pouvaient faire penser qu'il recherchait des proies.

Nous avons observé une fois dans la forêt une série d'une dizaine de trous régulièrement espacés d'une vingtaine de centimètres sur le tronc d'un petit arbre. L'écorce était attaquée jusqu'au bois mais celui-ci paraissait sain. Des bûcherons nous ont affirmé que c'était l'œuvre du Aye-Aye, mais nous n'avons pu déterminer si l'animal recherchait des larves ou de la sève.

Comme nous l'avons vu plus haut, les incisives sont souvent utilisées pour arracher les écorces ou la fibre des noix de coco. Les muscles du cou, très puissants (la puissance de ces muscles est facile à remarquer quand on cherche à saisir un

Source : MNHN, Paris

Aye-Aye par le cou comme on le fait pour saisir les autres Lémuriens) permettent en effet une grande force d'arrachement. L'animal fait alors des mouvements latéraux avec sa tête pour tirer l'écorce et on comprend bien alors l'importance de la prise solide que permettent les griffes sur le support. Les membres postérieurs sont souvent écartés pendant l'action pour agripper un tronc avec plus de force.

Le jeune Aye-Aye que nous avons conservé en captivité a commencé à déchiqueter tout seul les fibres d'une noix de coco à l'âge approximatif de 5 mois.

Les dents sont aussi utilisées pour ronger le bois, pour élargir un orifice ou faire un trou dans un noyau ou une noix. Le travail de gouge est alors fait avec les incisives inférieures, les incisives supérieures servant d'appui et répercutant la force réactionnelle à l'ensemble du crâne et aux muscles du cou. Comme nous l'avons vu, les deux demi-mâchoires inférieures ne sont pas soudées par une symphise médiane comme chez les autres Lémuriens. Ce caractère leur permet de travailler séparément par exemple à deux profondeurs différentes, en s'adaptant plus efficacement à la forme de l'objet à ronger.

Le Aye-Aye utilise ses incisives pour consommer les fruits fibreux, comme les mangues, qu'il râcle vers l'avant comme le font les autres *Lemur*, avec leurs incisives disposées en forme de peigne. C'est aussi de cette façon qu'il recueille la gomme des Hintsy. Après avoir arraché l'écorce, il râcle délicatement, avec ses incisives inférieures, la gomme recouvrant des sortes de gales qui poussent sur certains de ces arbres. C'est avec les incisives des deux mâchoires qu'il déchiquette une grosse larve qu'il maintient entre ses deux mains.

Pour manger la plupart des fruits, cependant, il utilise aussi souvent son troisième doigt. C'est ainsi qu'il mange une banane en la lèchant puis, gardant sa bouche à une extrémité du fruit, en le raclant rapidement avec ses troisième et quatrième doigts. Il y fait ainsi des stries de 4 à 5 cm, ramenant à chaque fois les débris de banane vers sa bouche.

Pour manger des fruits assez juteux, il utilise souvent les doigts et les incisives et fait parfois ainsi, par maladresse, une sorte de bouillie du fruit qu'il veut consommer et en gâche la moitié.

Il mange des petits morceaux de viande avec ses incisives. S'ils sont un peu gros, il les fouille avec son troisième doigt puis les déchiquette avec ses dents.

Les Aye-Ayes captifs peuvent être conservés en bonne santé avec une nourriture la plus variée possible. Ils acceptent facilement des noix de coco, des œufs, du riz avec du bouillon et du sang de poule, des fruits variés suivant l'époque, de la canne à sucre, du miel et des larves d'Insectes (Oryctes, Longicornes, Hannetons, Cétoines, Charançons...). Un élevage naturel de larves de Coléoptères dans de la sciure a permis, en outre, de leur donner une dizaine de grosses larves tous les soirs. C'est la nourriture qu'ils semblaient préférer et ils en mangeaient facilement le double ou plus et les acceptaient même si elles étaient mortes. Toutes les sortes de larves qui leur ont été présentées ont toujours été acceptées. Ils prenaient en premier les plus grosses et les saisissaient entre les dents pour aller les manger confortablement sur une branche. A leur réveil, quand ils voyaient des larves près de leur nid, ils en oubliaient souvent leur toilette (A. Peyrieras comm. pers.).

Source : MNHN, Paris

Lorsqu'il trouve un œuf, le Aye-Aye peut le transporter sans le briser, en le tenant dans sa bouche, en arrière de ses incisives (en captivité, il peut transporter ainsi un gros œuf de poule). Lorsqu'il veut le manger, il utilise la même technique que pour boire du lait de coco. Retenant l'œuf d'une main et ayant fait un trou dans la coquille avec ses dents, il utilise son troisième doigt pour le vider. Le doigt est enfoncé rapidement puis essuyé à la sortie du trou sur la langue légèrement tirée, juste en avant des incisives. Le mouvement est rapide, il se reproduit à peu près deux fois par seconde. Après une quarantaine de mouvements, le Aye-Aye change de main. Un adulte enfonçait son troisième doigt dans l'œuf quand il s'agissait de la main droite, mais préférait enfoncer le quatrième qu'il léchait de la même manière quand il s'agissait de la main gauche.

Nous n'avons jamais vu de Aye-Aye manger spontanément d'Insectes adultes. Un jeune, conservé en captivité, acceptait de manger quelques Hannetons, mais il fallait les lui tenir. Il avait très peur des Hannetons ou des gros Fourmilions qui, attirés par la lampe, s'approchaient de lui ou s'accrochaient à ses poils. Il se secouait alors la tête et fuyait en courant.

5) Reproduction. — Chez les *Daubentonia*, le gland est couvert d'épines cornées (Petter-Rousseaux 1962). Le baculum est simple et plus grand que chez les autres Lémuriens malgaches (Retterer et Neuville 1914; Chaine 1926), le clitoris est court et l'ouverture vaginale située à sa base. Au-dessus se trouvent les deux mamelles inguinales qui constituent l'unique paire de mamelles. Le périnée est remarquablement long.

Malgré nos efforts, aucune observation nouvelle n'a pu encore être faite sur la reproduction des Aye-Ayes. Nous pensons qu'elle ne se produit que tous les deux ou trois ans. Selon le témoignage de Ursch (comm. pers.), celui de quelques bûcherons et nos observations au cours des captures, il n'y a qu'un seul jeune par portée, qui naît en octobre-novembre.

Parmi nos captures, un jeune mâle d'environ un an avait de très petits testicules mesurant environ 0,5 cm de long. Une jeune femelle d'environ deux ans avait des mamelles encore inapparentes. Les deux étaient encore avec leur mère. Le jeune garde longtemps l'habitude de téter et fait des mouvements de succion très fréquemment pendant son sommeil. Quand un jeune dort avec sa mère, les deux animaux ont souvent l'habitude de téter mutuellement leur clitoris ou pénis. Même seuls, les animaux gardent souvent l'habitude de téter leur propre clitoris ou pénis au cours de leur sommeil.

Un couple de Aye-Ayes a été conservé en captivité durant près de trois ans avec des soins constants et une nourriture très variée, sans que les animaux montrent un quelconque comportement sexuel. Ils dormaient ensemble dans un nid fait dans une grosse caisse. Le mâle adulte avait toute l'année des testicules très développés (2,5 cm × 1,5 cm). La femelle plus jeune était probablement dans sa troisième année quand elle fut capturée et certainement en état de se reproduire.

Lorsqu'ils étaient au repos dans leur nid, la femelle occupait toujours la position la plus profonde et les deux animaux dormaient l'un contre l'autre, la tête de l'un au niveau de la région génitale de l'autre. Nous avons toujours remarqué cette position typique quand une femelle et un jeune dormaient ensemble. Les mamelles en position inguinale sont probablement saisies ainsi par le jeune sans difficulté.

Source : MNHN, Paris

Nos efforts infructueux ne signifient pas que la reproduction du Aye-Aye soit particulièrement difficile en captivité puisque URSCH (comm. pers. et *in* MILLOT 1952) a pu conserver un couple de mai 1936 à avril 1941 à la station forestière d'Analamazoatra, qui s'est reproduit deux fois en captivité. Les jeunes furent cependant probablement à chaque fois mangés par la mère, comme cela arrive parfois dans les élevages quand on dérange les animaux.

6) MOYENS D'INTERCOMMUNICATION.

A - *Signaux sonores* (fig. 194). — Peu d'observations détaillées ont été faites sur les cris de *Daubentonia madagascariensis* et les cris signalés par plusieurs auteurs (LAMBERTON 1911; LAVAUDEN 1933) sont difficiles à interpréter. Nous avons pu observer un cri d'appel mère-jeune, des manifestations de menace, de colère et de détresse et un signal d'alarme, mais il existe probablement d'autres signaux qui n'ont pas été observés.

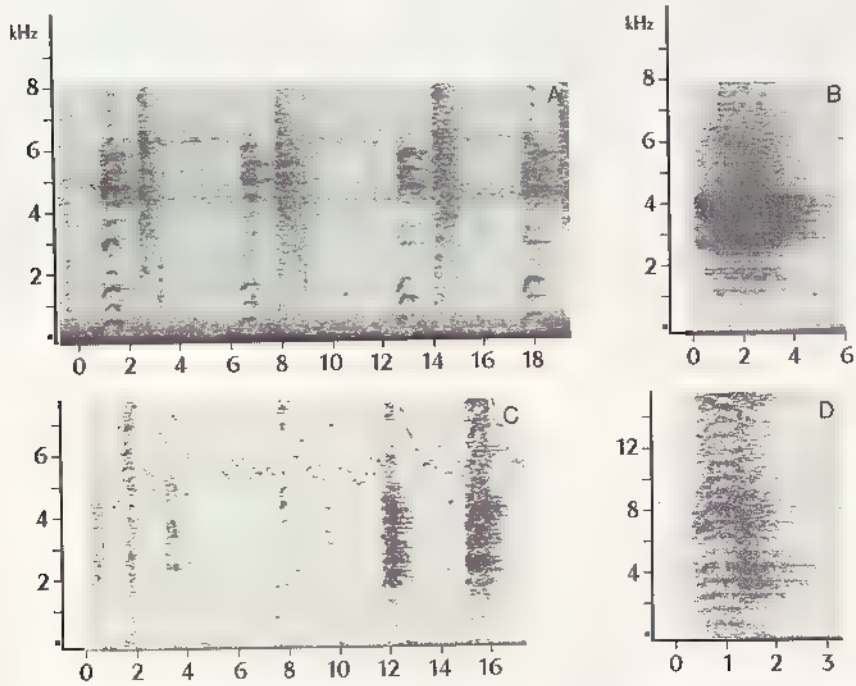


Fig. 194, *Daubentonia madagascariensis*.

A : Grognements caractéristiques en deux temps « Ron-Tsit » correspondant à une alarme faible. Les grognements sont généralement séparés par 0,3 à 0,4 seconde, mais leur rythme ainsi que leur intensité peut s'accélérer si l'alarme augmente (8 000 *Wide* V. n.).

B : Cri d'appel « Creee » de forte intensité émis périodiquement au cours de la nuit et entraînant une réponse identique d'un autre individu (8 000 *Wide* V. n.).

C : Soufflements (à 0,2-0,4-0,8 seconde) suivis de deux cris aigus et puissants correspondant à différents stades d'une menace agressive lorsqu'on cherche à saisir un animal dans son nid (8 000 *Wide* V. n.).

D : Analyse plus détaillée d'un cri aigu agressif (16 000 *Wide* V. n.).

Source : MNHN, Paris

(*a*) et (*b*) *Cris de contact et de liaisons sonores.* — Au cours d'une étude systématique de cette espèce près de la côte Est, une femelle observée de façon continue émettait périodiquement un « creeee » sonore et prolongé, auquel un subadulte (observé de temps en temps) répondait de façon identique. Nous interprétons ce cri comme un signal de cohésion mère-jeune car les deux individus se rejoignaient périodiquement sans pourtant rechercher le contact.

Une autre observation, à l'occasion de l'introduction d'animaux dans l'île réserve de Nosy Mangabe, concerne un jeune, d'un ou deux mois, égaré dans un arbre voisin de celui où se déplaçait sa mère. Il émettait ce cri toutes les cinq secondes jusqu'à ce que la mère réponde de façon identique; il descendit alors immédiatement de son arbre pour la rejoindre. Ce cri joue peut-être aussi un rôle de liaison sonore entre adultes.

(*c*) *Cris d'alarme.* — La nuit, en forêt, quand on s'approche d'un Aye-Aye ou qu'on l'éclaire, il réagit souvent en faisant face à l'observateur et en émettant des grognements répétés, séries de « ron tsit ». Ce cri est peu sonore mais très facile à distinguer des autres bruits de la forêts. Pour une alarme légère, le cri est faible à cadence lente, mais il s'accélère quand l'excitation augmente. Si l'excitation devient encore plus forte, l'animal s'enfuit.

Un jeune animal apprivoisé, observé au cours de ses ébats nocturnes, réagissait aux dérangements par des soufflements précédant des « ron tsit » qu'il émettait parfois plus de 10 à 15 minutes. L'intensité de ces cris pouvait fluctuer avant qu'ils ne s'arrêtent soudain, quand l'animal changeait d'activité. Il suffisait quelquefois d'une très faible surprise, un sifflement ou la brusque vue de son ombre pour déclencher ces grognements.

(*d*) *Cris de refus de contact.* — Lorsqu'on dérange un Aye-Aye pendant la journée, il sort brusquement la tête du nid comme s'il voulait mordre en émettant un soufflement puissant. Cette apparition brutale et bruyante doit effrayer un prédateur et peut surprendre dangereusement un observateur en position instable près du nid, à plusieurs mètres de hauteur. Si on le dérange davantage, le Aye-Aye peut répéter deux ou trois fois ce soufflement qui accompagne des simulacres d'attaques, parfois suivis de cris aigus.

L'émission de soufflements est assez fréquente chez les animaux captifs dérangés pendant leur sommeil (fig. 195). Une jeune femelle apprivoisée que l'on observait de nuit à faible lumière pouvait, à l'occasion d'un léger mouvement de l'observateur, arrêter soudain ses explorations ou ses jeux pour s'avancer d'une allure pesante, menaçant et soufflant bruyamment. Alors qu'elle ne s'y attendait pas, un bruit bref pouvait la faire sursauter. Elle se retournait alors brusquement, face à la source de bruit et soufflait bruyamment, les longs poils de la tête et de la queue hérissés. A l'âge de cinq mois elle jouait fréquemment avec un jeune chat, les deux animaux se roulaient par terre et se mordillaient mutuellement. Elle pouvait brusquement interrompre le jeu et chasser son partenaire en se hérissant et en soufflant bruyamment.

(*e*) *Cris de détresse.* — Des animaux dérangés au nid pour les capturer ont quelquefois, après des manifestations agressives, émis des cris aigus et puissants comparables aux cris de détresse des *Cheirogaleus*.

Source : MNHN, Paris

Fig. 195, *Daubentonia madagascariensis*. — Posture agressive.

B - *Signaux olfactifs*. — Dans la forêt l'animal connaît visiblement chaque branche de son itinéraire; il semble d'ailleurs connaître ses arbres dans le détail, ayant plusieurs chemins possibles pour aller d'un point à un autre. Il se repère probablement grâce à un marquage odorant. Nous l'avons vu une seule fois progresser sur une branche en y frottant son ventre et la base de sa queue, un peu à la manière des Cheirogales, mais beaucoup plus discrètement. Contrairement à ces derniers, il ne laisse d'ailleurs jamais de trace d'excréments sur les branches où il passe.

En captivité, les Aye-Ayes mâles ou femelles marquent fréquemment le sol ou un support quelconque avec leur urine (fig. 196). La jeune femelle conservée en captivité se mettait ainsi fréquemment à « marquer » après une période de colère ou après une démonstration d'intimidation. Elle avançait en frottant son clitoris sur le sol et pouvait ainsi laisser des traînées sinueuses de plusieurs mètres. Dans la cage d'élevage, le mâle adulte marque ainsi fréquemment sur plusieurs mètres en grimpant le long d'un tronc incliné lorsqu'il a été dérangé. Nous avons aussi remarqué quelquefois ce type de « marquage » lors de la mise en contact de deux animaux.

Source : MNHN, Paris

Fig. 196, *Daubentonia madagascariensis* « marquant » le sol par le dépôt d'une traînée d'urine.

Tous les Aye-Ayes capturés ainsi qu'un jeune élevé en captivité dégageaient la même odeur un peu acide, plus ou moins forte suivant les animaux, mais très différente de celle des autres Lémuriens.

La jeune femelle apprivoisée que nous avons pu observer longtemps en captivité appuyait de temps en temps ses incisives avec force sur un support qu'elle étreignait avec ses membres antérieurs (fig. 197). Elle pouvait imprimer ainsi une marque très visible sur une branche ou pouvait faire assez mal en marquant ainsi la forme de ses dents sur le bras. Il est probable que ce comportement, en l'associant au marquage par l'urine, permet chez l'adulte d'imprégner de son odeur, d'une façon plus durable, l'écorce d'un arbre.

VI. — Vie sociale

(*a*) *Structure sociale.* — Il semble que le Aye-Aye soit un animal assez peu sociable. Nous n'avons vu que des animaux isolés et le fait nous a en outre été confirmé par les bûcherons. Cet isolement paraît cependant relatif car chez les

Source : MNHN, Paris

animaux que nous avons observés dans la forêt de Mahambo trois individus se trouvaient à une cinquantaine de mètres les uns des autres et deux (probablement la mère et un jeune subadulte) se retrouvaient assez souvent non loin l'un de l'autre. Il est probable que cet animal a une structure sociale assez primitive, voisine de celle de *Microcebus murinus*.

Fig. 197, un jeune *Daubentonia* apprivoisé « marque » avec ses incisives, grâce à une prise solide assurée par ses deux bras.

(*b*) *Domaine vital.* — Le domaine vital fréquenté par deux Aye-Ayes observés près de Mahambo était, à l'époque de nos observations, d'une superficie de 5 hectares environ. Il s'étendait presqu'entièrement sur des zones plantées d'arbres à fruits, dont le village de Mahambo est exceptionnellement riche, et ne gardait apparemment aucune liaison avec la forêt voisine. Dans cette zone, presque partout les arbres sont élevés et très développés; ce sont des Cocotiers, Manguiers, Litchis, Badamiers, Eugenias, Arbres à pain... Les endroits les plus éloignés du village sont traversés de sentiers très fréquentés; ce domaine vital comprend en outre des plantations de Girofliers, Caféiers, et des petits enclos cultivés en maïs.

Les deux individus rencontrés dans cet endroit étaient une femelle adulte et un mâle probablement subadulte. Chacun d'eux fréquentait indifféremment une partie ou l'autre de cette zone et, semble-t-il, indépendamment l'un de l'autre. Il est assez vraisemblable qu'il s'agissait d'une mère et de son jeune de plus d'un an déjà.

Source : MNHN, Paris

Les animaux se promenaient librement, à la recherche de leur aliment préféré, n'exploitant qu'une faible partie des ressources de chaque arbre.

(*c*) *Sensibilité et agressivité. Jeu.* — Pendant le milieu de la journée, comme nous l'ont montré les expériences de captures, les Aye-Ayes sont assez peu sensibles au bruit et même à la présence humaine. Il faut souvent toucher le nid ou même l'enfoncer pour faire sortir l'animal. L'attitude d'une des femelles avec son jeune qui voyait le grimpeur à proximité du nid et qui se rendormit après l'avoir regardé est assez étonnante.

Il est probable que, comme d'autres Lémuriens nocturnes, le Aye-Aye subit une baisse cyclique de sa température interne pendant le jour. Nous avons en effet remarqué une très grande apathie des animaux au milieu de la journée et un animal extrait à ce moment de son nid se met généralement à trembler.

Au réveil, l'animal sort lentement de son nid à côté duquel il reste immobile ou se gratte pendant un long moment.

Les Aye-Ayes dénichés en fin de journée et celui attrapé la nuit se sont montrés plus sensibles et plus agressifs. Avec ses griffes et ses incisives énormes, le Aye-Aye est un animal puissamment armé, mais il a eu probablement trop peu d'ennemis au cours de son évolution dans la forêt malgache pour avoir développé un comportement instinctif de défense plus efficace que celui montré lors des captures. Un Carnivore arboricole aussi puissant que *Cryptoprocta ferox* peut certainement le tuer facilement pendant la nuit.

Lorsque durant le jour un grimpeur arrive près d'un nid, l'animal peut en sortir rapidement puis revenir tranquillement après deux minutes dans son nid si l'on reste immobile (ce qui s'est produit pour deux mâles). Le plus souvent, il se contente de donner un coup de tête brutal à la porte du nid, accompagné d'un soufflement. La soudaineté de cette apparition peut fortement impressionner un grimpeur mal averti, qui peut même perdre l'équilibre s'il est en position instable, ce qui est arrivé à un de nos aides techniques, lors de la visite de routine d'un vieux nid que l'on pensait inhabité.

Quand il est un peu réveillé par le grimpeur, il émet quelquefois un cri de colère, sorte de « ron-tsit » (que nous avons décrit plus haut) qui doit suffire à prévenir et effrayer un Carnivore éventuel. Il émet souvent ce cri pendant un moment sans chercher immédiatement à fuir quand on le dérange la nuit avec la lumière d'une lampe électrique. Le Aye-Aye n'est, en tout cas, certainement jamais attaqué par un prédateur dans son nid où il a une position défensive privilégiée. L'observation de l'éjection brutale d'un mâle qui avait tenté de pénétrer dans un nid habité, au cours d'une capture, comme une observation identique faite précédemment, montrent, dans certains cas, une agressivité évidente entre deux individus adultes.

Un jeune mâle trouvé dans un nid avec sa mère manifesta une grande agressivité lors de sa capture et au cours de la période de vie captive qui suivit. Sa mère était très âgée et il se peut, comme il arrive très souvent dans ce cas chez les animaux, que le jeune, probablement moins bien soigné, ait développé un caractère plus agressif. Les autres jeunes, au contraire de celui-ci, se laissèrent capturer sans difficulté et étaient d'un naturel assez doux.

Six adultes conservés plusieurs jours dans la même cage n'ont montré aucune agressivité entre eux.

Source : MNHN, Paris

La jeune femelle apprivoisée et un mâle subadulte, lorsqu'ils furent mis un soir, pour la première fois, en présence dans la même pièce, n'ont, pendant deux heures d'observation, manifesté aucune émotion spéciale. Ils ont paru s'ignorer presque complètement, chacun mangeant ou se déplaçant indépendamment.

L'agressivité du Aye-Aye se manifeste donc surtout par une posture, des gestes et une sorte de soufflement (à la manière des Chats) servant à l'intimidation d'un ennemi éventuel. Rarement un Aye-Aye a peur et fuit.

Les comportements de jeu et d'agressivité sont souvent très proches. C'est du moins ce que nous a montré l'observation prolongée de la jeune femelle apprivoisée que Peyrieras a conservée plusieurs mois en captivité.

Dès l'âge de trois mois, ce jeune consacrait de longues séances au jeu, mais souvent, avant ou après la période de jeu, développait brusquement des manifestations d'agressivité.

C'est ainsi que quelquefois, lorsqu'on jouait avec lui comme avec un jeune chien, il suffisait d'un brusque mouvement du pied pour qu'il s'arrête de courir et se mette à marcher d'une allure pesante en soufflant bruyamment. Il commençait alors à marquer le sol avec son urine en avançant lentement, la queue dressée, le clitoris frottant le parquet.

Quelquefois, lorsqu'il était à quelques mètres de distance, un simple mouvement brusque du pied suffisait à l'immobiliser puis il se précipitait en bondissant bruyamment avec plusieurs détentes des membres postérieurs en retombant à chaque fois sur les quatre pattes, arrêtant brusquement cette charge d'intimidation à une faible distance du pied pour se retourner et reprendre une marche pesante et « marquer » le plancher. Souvent, le soufflement était remplacé par un grognement de colère « ron-tsit » répété parfois pendant 10 à 15 minutes ou plus, s'amplifiant ou diminuant pour reprendre de plus belle, puis il s'arrêtait soudain, l'animal inaugurant une autre activité.

Le comportement de marquage se déclenchait presque à chaque fois qu'on entrait brusquement dans une pièce où il se trouvait (et où le plus souvent il était très occupé, en train de ronger une chaussure ou le bord d'une valise).

Il suffisait quelquefois d'une très faible excitation, un sifflement ou la brusque vue de son ombre, par exemple, pour le faire grogner, mais il fallait que le bruit ou le mouvement soient soudains et le surprennent pour déclencher une réaction.

Les sauts, le marquage et les grognements prolongés semblent des formes « réfléchies » de réaction qui suivent le plus souvent une forme plus primitive (qui n'est en fait qu'une réaction de surprise) et que nous avons pu provoquer de nombreuses fois de façon typique.

Nous avons retrouvé la plupart de ces comportements sans aucune manifestation d'agressivité, au cours du jeu. C'est ainsi qu'à la faible lueur d'une lampe à pétrole, pendant de longues séances nocturnes, l'animal, simulant une charge, bondissait plusieurs fois en retombant les quatre pattes à la fois sur le sol avant de sauter sur une de nos jambes. Il la serrait fortement en l'entourant de ses membres. Il sautait ensuite sur l'autre en mordillant un peu, puis à nouveau sur le sol. Il

Source : MNHN, Paris

gambadait dans la pièce, bondissait à nouveau, nous regardant avec les poils dressés, avant de sauter à nouveau, reculant quand on avançait, pour revenir en faisant de petits bonds en avant, comme une Grenouille, quand on reculait. Quand il arrivait au niveau du pied, les interstices entre les orteils déclenchaient immédiatement des recherches. Il en palpait les bords, y enfonçait son troisième doigt. De même, il jouait avec notre main comme le fait un jeune chien. On le roulait, le mettait sur le dos et il mordillait les doigts avec ses grosses incisives sans jamais faire mal. Si on laissait la main immobile, il continuait un peu à mordiller puis parfois, comme s'il reprenait brusquement son sérieux, s'intéressait un peu plus à l'ongle, palpant son extrémité, cherchant à le soulever puis se décidant à le mordre comme une écorce, ce qu'il fallait évidemment arrêter immédiatement.

Tout objet présentant une fente ou un rebord comme par exemple le cercle de métal fixant le verre d'une lampe électrique, retenait son attention au passage et déclenchait la réaction typique de l'exploration, les deux oreilles s'orientant immédiatement vers l'objet. Il pouvait recommencer exactement le même manège en repassant quelques instants après à proximité du même objet.

Source : MNHN, Paris

ÉVOLUTION DES LÉMURIENS

L'étude approfondie des différentes espèces de Lémuriens malgaches a permis de préciser un certain nombre de caractères de leurs « niches écologiques ». Grâce à ces données, à certaines études anatomiques et à la cytogénétique, on peut essayer d'imaginer comment s'est déroulée l'évolution de ces espèces dans les forêts malgaches.

Les Lémuriens représentent, comme nous avons pu le voir, un ensemble homogène par certains caractères qui reflètent probablement une origine commune, mais les différentes formes ont vraisemblablement évolué peu à peu sous la pression de la concurrence, en s'adaptant à des milieux variés et se différenciant. Dans certains cas, la voie de cette différenciation est bien évidente. Dans d'autres cas, il s'agit d'une microévolution discernable essentiellement par l'étude des caractères cytogénétiques.

Adaptations

1) *Répartition des espèces dans les différents types forestiers.* — A Madagascar, comme le pensait Jeannel (1946) à propos des Insectes, « l'humidité du climat semble avoir un rôle prépondérant dans la différenciation et la répartition des espèces ». En classant les différentes espèces et sous-espèces de Lémuriens en fonction de leur répartition en forêt humide de l'Est, en forêt humide du Sambirano, en forêt semi-humide de l'Ouest ou en forêt sèche du Sud, on trouve en effet pour certaines une localisation très précise avec parfois des adaptations très nettes aux conditions climatiques de leur milieu.

Répartition des Lémuriens dans les différents types forestiers

	Forêt humide de l'Est	Forêt humide du Sambirano	Forêt de l'Ouest	Forêt sèche du Sud
Microcebus murinus ou *M. rufus*	+	+	+	+
Microcebus coquereli			+	
Cheirogaleus major	+			
Cheirogaleus medius			+	+
Allocebus trichotis	+			
Phaner furcifer	+	+	+	
Lepilemur	+	+	+	+
Varecia variegata	+			
Lemur macaco et *L. fulvus*	+	+	+	
Lemur coronatus	+		+	
Lemur mongoz			+	
Lemur catta			+	+

Source : MNHN, Paris

Lemur rubriventer	+			
Hapalemur griseus	+		+	
Hapalemur simus	+			
Indri indri	+			
Propithecus verreauxi			+	+
Propithecus diadema	+			
Avahi laniger	+		+	
Daubentonia madagascariensis	+	+	+	

En considérant un tel classement, on peut cependant remarquer certaines exceptions apparentes à la règle de JEANNEL.

Plusieurs espèces ont, par exemple, une très large distribution. C'est le cas des *Microcebus murinus* et *rufus*. C'est aussi celui des *Lepilemur*, des *Lemur* et des *Propithecus*.

En fait, chez la plupart de ces formes, on remarque au moins une sub-spéciation plus ou moins nette. Chez les nocturnes, dont la couleur du pelage est assez uniforme, elle est assez peu visible, bien qu'elle existe. Elle l'est beaucoup plus chez les Lémurs et les Propithèques dont la différenciation chromatique est parfois très poussée.

On peut considérer que le type *Lemur macaco* ou *L. fulvus* se rencontre dans presque toutes les forêts. Il y présente un gradient de colorations bien différenciables. Les autres espèces de *Lemur* sont par contre plus localisées : *Lemur mongoz* vit dans une zone limitée de l'Ouest, *Lemur coronatus* dans le Nord, *Lemur rubriventer* dans les régions élevées de l'Est et *Lemur catta* dans le Sud et le Sud-Ouest; chacune d'elles est sympatrique avec une au moins des sous-espèces de *Lemur fulvus*.

Le genre *Propithecus* avec ses deux espèces *Pr. diadema* et *Pr. verreauxi*, est lui aussi représenté dans la presque totalité des forêts malgaches, mais montre, comme le genre *Lemur*, une certaine variabilité chromatique.

On remarque aussi dans le tableau de répartition des espèces, certaines particularités difficiles à interpréter : cinq seulement des genres de l'Est *(Microcebus, Phaner, Lemur, Lepilemur* et *Daubentonia)* sont actuellement représentés dans le Sambirano, au Nord-Ouest de l'île, bien que les deux régions soient très comparables au point de vue climatique.

En outre, certaines espèces sont, comme l'Indri, localisées dans une partie seulement d'un domaine forestier, sans que l'on puisse bien comprendre les raisons de cette limitation.

Il se peut dans ces cas que des particularités climatiques, plus fines et que nous ne savons pas bien remarquer, aient pu intervenir. D'autres causes peuvent aussi être invoquées : certaines espèces peuvent être plus sensibles, d'autres plus tolérantes à certains facteurs. Une classification des formes en fonction du degré d'extension de leur répartition peut mettre cette sensibilité en évidence.

Formes très localisées :

Allocebus trichotis — *Hapalemur simus*

Formes localisées :

Indri — *Lemur coronatus*
Microcebus coquereli — *Lemur mongoz*
Lemur catta — *Lemur macaco*

Source : MNHN, Paris

Formes peu localisées ou à large dispersion :

Phaner
Varecia
Daubentonia
Lemur rubriventer
Avahi
Cheirogaleus
Lemur fulvus
Hapalemur griseus
Lepilemur
Propithecus
Microcebus murinus et *rufus*

On manque de données pour définir les marges de tolérance au froid, à la chaleur, à l'humidité et à la sécheresse des différentes espèces ou sous-espèces ; il est cependant probable que ce dernier facteur ait eu une action limitante importante, directe ou indirecte. Il peut donc être intéressant, malgré les incertitudes, de placer approximativement les principaux types actuels dans un gradient de tolérance de plus en plus grand pour la sécheresse.

Types adaptés aux zones humides et très humides :

Microcebus rufus
Allocebus trichotis
Cheirogaleus major
Phaner furcifer
Indri indri
Varecia variegata
Propithecus diadema
Hapalemur griseus
Hapalemur simus
Lemur macaco
Lemur fulvus (formes de l'Est)
Lemur rubriventer
Avahi laniger
Lepilemur microdon, *L. mustelinus* et *L. dorsalis*

Types ne vivant que dans les zones les plus humides des régions sèches :

Microcebus rufus (forme de l'Ouest)
Microcebus coquereli
Hapalemur griseus (forme de l'Ouest)

Types s'adaptant à un climat à saison sèche prolongée :

Microcebus murinus
Cheirogaleus medius
Phaner furcifer
Lemur mongoz
Lemur fulvus rufus
Lemur fulvus fulvus (forme de l'Ouest)
Avahi laniger (forme de l'Ouest)
Lepilemur rufescens, *L. edwardsi* et *L. septentrionalis*

Types pouvant s'adapter à un climat très sec :

Microcebus murinus
Cheirogaleus medius
Lemur catta
Lemur coronatus
Lepilemur leucopus
Propithecus verreauxi

Ce classement est naturellement peu précis, mais il semble donner une représentation approximative de la réalité, en sachant que pour plusieurs espèces il existe une certaine plasticité qui permet une adaptation individuelle. C'est ainsi que la plupart des espèces de *Lemur* s'adaptent bien physiquement au climat de Tananarive qui est cependant relativement froid en hiver. Des *Lemur fulvus*, conservés dans la région parisienne, peuvent même sortir en plein air et être très actifs quand il gèle. Sous l'influence du froid, ces animaux développent une fourrure plus longue et plus dense que normalement.

Comme nous l'avons vu, la couleur de la fourrure des grandes espèces permet certainement une meilleure adaptation aux différents types de climat, mais pour bien apprécier ces possibilités il faudrait tenir compte de facteurs climatiques locaux mieux précisés et particulièrement de la nébulosité.

Source : MNHN, Paris

Les différents facteurs du climat peuvent avoir, en outre, une influence variable directe ou indirecte suivant le rythme de vie des animaux. Comme nous l'avons vu, le froid, l'humidité ou l'extrême chaleur et la sécheresse peuvent avoir une forte action sur les espèces diurnes. Cette action est plus limitée chez les nocturnes. Chez ces derniers, l'influence indirecte sur l'alimentation devient ainsi plus évidente. Il faudrait tenir compte, en outre, des microclimats où peuvent vivre certains animaux. *Microcebus coquereli*, par exemple, ne semble pouvoir survivre dans l'Ouest durant la saison sèche que dans les zones les plus humides. On ne le rencontre alors, en général, qu'à proximité des points d'eau ou des rivières. *Cheirogaleus medius* arrive aussi à survivre dans les zones relativement sèches de l'Ouest et du Sud grâce à sa possibilité d'hiberner pendant l'hiver et au microclimat saturé d'humidité qu'il sait trouver dans les boyaux qu'il occupe alors au cœur de certains arbres.

Il est ainsi assez peu démonstratif de vouloir faire correspondre sur une carte de climatologie générale la répartition de ces espèces. Il existe, de plus, des adaptations comportementales particulières comme celle de *Phaner furcifer*, espèce vivant pourtant dans l'Est dans des conditions très humides (baie d'Antongil) et qui peut survivre dans l'Ouest, grâce probablement à son comportement alimentaire très spécial, en devenant pendant la mauvaise saison essentiellement consommateur de sécrétions d'Insectes Homoptères et lécheur de sève et de gommes.

D'une façon générale, on peut dire qu'actuellement les conditions climatiques très humides et plus froides d'une grande partie de la forêt de l'Est semblent peu favorables au développement de populations denses, mais ne semblent pas limiter par contre, le nombre des espèces.

Il est très difficile d'imaginer le climat qui régnait à Madagascar il y a plusieurs siècles, lorsque les grands Lémuriens subfossiles étaient encore abondants. Il était probablement plus humide qu'actuellement. Le climat du Centre de Madagascar était ainsi vraisemblablement plus proche de celui de l'Est actuel, tandis que le climat du Sud était beaucoup moins sec qu'actuellement.

Les zones forestières de toute l'île sont aujourd'hui en rapide dégradation et il devient de plus en plus difficile de connaître les conditions climatiques qui ont joué lors de la formation des espèces. Ce phénomène de dégradation semble cependant assez récent dans l'Est et ce milieu était, pour sa plus grande partie, intact il y a deux ou trois siècles et encore il y a une centaine d'années. On peut donc penser que si les grands Lémuriens subfossiles y avaient vécu, on devrait les y observer encore. Cette zone était probablement trop humide pour leur permettre une vie normale et leur aire de répartition devait donc être plus ou moins limitée à la partie centrale et occidentale de l'île (1). Les températures relativement basses qui règnent sur le plateau central pourraient d'ailleurs, en partie, expliquer l'augmentation de taille des animaux subfossiles qui avaient ainsi obéi, dans leur évolution, à la loi de Bergmann.

---

(1) Selon une autre hypothèse (Morat 1973), il se pourrait cependant qu'à une époque assez récente, au contraire, l'ensemble de la végétation malgache ait été presque intégralement détruit. Ceci aurait entraîné la disparition de la majeure partie de la faune, les quelques espèces survivantes (les moins fragiles et celles possédant les tailles les plus faibles) recolonisant progressivement les zones les plus humides où la forêt pouvait se redévelopper.

Source : MNHN, Paris

Pour expliquer les limites de la répartition des animaux et leur subspéciation, il est important, comme nous l'avons vu avec l'exemple des Propithèques, de faire intervenir aussi le rôle de barrière des différentes rivières. Ce rôle devait d'ailleurs être fortement amplifié jadis par la présence de très nombreux Crocodiles qui infestaient tous les cours d'eau.

Parmi ces rivières, six semblent avoir eu une importance plus considérable. Ce sont : dans le Nord, le Bemarivo; sur la côte Est, le Mangoro; dans le Sud, le Mandrare; dans l'Ouest, l'Onilahy, le Mangoky, la Tsiribihina et la Betsiboka. Ce rôle de barrière a probablement surtout été efficace pour les espèces vivant à basse altitude dans les zones où ces rivières sont larges.

2) *Rythme d'activité des différentes formes.* — Comme nous l'avons vu à l'occasion de l'étude des différentes espèces, il existe parmi les Lémuriens des formes strictement nocturnes, des formes crépusculaires ou semi-nocturnes et des formes purement diurnes.

D'une façon générale, ce sont les formes les plus primitives qui présentent un rythme d'activité nocturne, mais on ne peut cependant pas dire que l'existence d'un rythme d'activité nocturne soit un caractère primitif. L'existence d'un tel rythme semble, en fait, étroitement lié à la taille : les espèces les plus strictement nocturnes sont aussi celles dont la taille est la plus petite, et qui sont ainsi susceptibles d'intéresser le plus grand nombre de prédateurs. A Madagascar, comme en Europe (Valverde 1964), la prédation semble moins efficace durant la nuit et on peut constater qu'au-dessous d'une certaine taille tous les Mammifères sont nocturnes ou possèdent un moyen de défense efficace. Parmi les Insectivores, seul *Hemicentetes* est diurne, mais il possède des piquants en hameçons redoutables et aussi une couleur jaune et noir bien visible pour renforcer le conditionnement aversif chez ses prédateurs (Petter 1963). Cette taille critique est fonction de celle des prédateurs les plus actifs. Elle se situe, pour les adultes, au niveau de la taille des Lémurs. Au-dessous de cette limite, tous les animaux sont nocturnes; c'est le cas de *L. mongoz*, le plus petit des Lémurs et c'est même le cas d'*Avahi laniger* appartenant pourtant à un groupe plus évolué et dont les autres représentants sont les plus diurnes des Lémuriens.

Qu'ils soient nocturnes ou diurnes, tous les Lémuriens possèdent un *tapetum lucidum* bien développé (Pariente 1975). Cette différenciation de la rétine permet, comme nous l'avons vu, une meilleure vision nocturne, utile naturellement pour les espèces à activité nocturne mais aussi pour celles qui, purement diurnes, peuvent avoir, durant la nuit, à fuir des prédateurs ou à s'en défendre. Il est important de remarquer que leur taille s'amplifiant, certains animaux ont pu accéder à la vie diurne, ce qui s'est accompagné d'une réduction du diamètre des orbites, qui a elle-même entraîné une modification de la forme du crâne. Walker (1967) a ainsi montré que les Lémuriens diurnes actuels et les grandes formes subfossiles ont des orbites de diamètre relativement plus réduit que celles des formes nocturnes actuelles.

On a vu qu'il existe aussi des différences dans le rythme d'activité des animaux au cours des saisons. Ce phénomène est évidemment très net pour les espèces qui entrent un peu ou complètement en léthargie, ou qui montrent des rythmes dans leur métabolisme comme les *Cheirogaleinae*, mais des différences d'activité très nettes au cours de l'année ont été aussi observées par les observateurs de terrain (Richard 1974; Sussman 1974) sur les Lémurs et les Propithèques. Il est cependant

Source : MNHN, Paris

difficile de préciser les facteurs directement responsables de ces différences, la rareté des aliments ou l'excitation sexuelle (liée elle-même comme la reproduction, à la variation de la longueur des jours) pouvant en effet, par exemple, entraîner une augmentation d'activité à certaines périodes.

Les animaux sont plus actifs pendant les périodes de pleine lune; leur vision est alors meilleure la nuit mais celle des prédateurs aussi; ils le sont moins pendant les jours froids et les longues périodes de pluie, les animaux pouvant même cesser alors toute activité.

3) *Utilisation d'un abri.* — Au repos, tous les Lémuriens actuels, comme la plupart des Primates, dorment dans les arbres (ou exceptionnellement au milieu des rochers : *L. catta*, dans les zones dépourvues d'arbres). C'est là qu'ils ont le moins de chance d'être dérangés ou surpris par un prédateur.

Les *Indriidae*, les Lémuriens les plus évolués, ne montrent, comme les Simiens, aucune tendance à occuper un véritable abri ou à réaliser ne serait-ce qu'une ébauche de nid.

Parmi les *Lemuridae*, les *Lemur*, qui portent leurs jeunes accrochés en permanence à leur pelage, n'occupent pas non plus d'abri particulier. *Lemur mongoz*, cependant, comme *Avahi*, passe la journée bien caché au milieu d'un fouillis de lianes et de feuillage. *Hapalemur* et surtout *Varecia*, qui doivent périodiquement abandonner leurs jeunes dans la végétation, ont besoin de choisir un emplacement privilégié pour les déposer et même parfois, comme pour *Varecia*, de construire une ébauche de nid. Ce caractère des *Varecia*, qui est en fait lié à leur prolificité relativement grande, est d'ailleurs un argument pour isoler cette espèce des autres *Lemurinae* et pour rechercher son origine à un niveau très bas dans la lignée évolutive du groupe.

Tous les autres Lémuriens, sauf de rares exceptions, passent leur période de repos soit dans des trous d'arbres qu'ils utilisent sans aménagement (la plupart des *Lepilemur*), soit dans des nids qu'ils construisent ou des trous d'arbres qu'ils peuvent aménager en y apportant des matériaux.

Ces abris permettent d'assurer une certaine protection contre les prédateurs pendant des périodes d'engourdissement relatif. Ces périodes se situent, en effet, durant la journée, moment où la prédation est la plus efficace, ou durant les phases d'hibernation. Ils servent, en outre, à abriter les jeunes pendant les premières semaines après la naissance. Il est intéressant de remarquer, cependant, que les *Avahi*, qui ont une taille et un rythme à peu près identiques à ceux des *Lepilemur* et qui subissent, de ce fait, la même pression de prédation, passent la journée endormis dans la végétation sans abri particulier. Il en est d'ailleurs de même pour certains *Lepilemur (L. dorsalis* et parfois *L. leucopus)* dans certaines régions. Les *Avahi* compensent ce manque d'abri en se serrant étroitement « en boule » pendant la journée, par groupes de deux ou trois au milieu des rameaux, souvent même à l'extrémité des branches, profitant ainsi de véritables nids naturels. Ils ont, en outre, un comportement de fuite particulier, s'échappant très rapidement en sautant chacun dans une direction différente, dès que leur support flexible s'agite, ce qui doit dérouter et disperser l'attention d'un prédateur éventuel.

Le type *Avahi* ne représente d'ailleurs pas une réussite aussi évidente que celle du type *Lepilemur*. Contrairement à ce dernier, il a une distribution assez limitée.

Source : MNHN, Paris

Dans le groupe des *Indriidae*, ce sont les *Propithecus*, de taille supérieure et de rythme diurne, qui, seuls, ont pu égaler les *Lepilemur* pour l'extension de la distribution.

Chez les *Lepilemur*, le rôle de l'abri est probablement aussi très important pour la réduction des dépenses métaboliques. Ces animaux peuvent vivre ainsi dans des zones relativement froides. *L. dorsalis* et *L. leucopus*, qui vivent tous deux dans des zones où la température reste constamment assez élevée, font justement exception à la règle en ne choisissant pas systématiquement un trou d'arbre pour dormir, mais ce sont aussi des zones où, semble-t-il, la prédation est moins active.

Les nids les plus élaborés sont réalisés par les *Microcebus murinus*, *Microcebus coquereli*, *Cheirogaleus major* et *Daubentonia madagascariensis*. La technique de fabrication de ces nids est très comparable et il est intéressant de remarquer que les *Varecia* utilisent aussi une méthode voisine de celle de ces espèces pour construire leur ébauche de nid.

Le rapprochement, à ce point de vue, des *Cheirogaleinae* et de *Daubentonia* pourrait servir d'argument pour une filiation plus ou moins directe de ces animaux à moins qu'il ne s'agisse que d'une convergence. *Daubentonia*, malgré sa taille relativement grande, a probablement encore besoin de la protection d'un nid bien construit, car sa spécialisation anatomique extrême entraîne une vulnérabilité plus grande.

Il est intéressant de remarquer que certaines espèces de Galagos africains, comme notamment *Galago demidovii*, s'abritent aussi durant leur sommeil dans un nid de feuilles (Charles Dominique 1970), ce qui peut aussi être interprété comme une convergence ou un trait de parenté entre les espèces africaines et malgaches.

Pour *Cheirogaleus medius*, qui possède la spécialisation métabolique la plus poussée, ainsi que pour *Microcebus murinus*, les qualités de la galerie utilisée pour hiberner ou s'abriter ont certainement une importance très grande. Ils doivent y trouver une protection efficace contre les prédateurs, des conditions de température très tamponnées et une très forte humidité permanente. Seules quelques espèces d'arbres correspondent à ces critères et leur répartition, ainsi que leur densité, conditionnent celles des animaux.

Comme nous l'avons vu plus haut, une autre utilité du nid est de servir d'abri pour les jeunes. C'en est même, dans le cas de *Varecia*, certainement la principale fonction puisque le comportement nidificateur n'apparaît plus, chez cet animal, qu'à cette occasion. Toutes les espèces qui ont des jeunes peu différenciés à la naissance ont besoin d'un abri pour les déposer, mais cela ne veut pas dire que ceux qui ne peuvent porter constamment leur jeune au cours des déplacements *(Lepilemur* et *Hapalemur)* le laissent dans un nid. Chez ces deux espèces, probablement fortement soumises à la prédation, le jeune, très développé à la naissance, sait alors déjà s'agripper dans la végétation. La mère le déplace en le portant dans sa bouche et le dépose de temps en temps. Il serait certainement plus en danger dans un nid fixe. Le jeune *Hapalemur* a d'ailleurs, dès ce stade, d'autres ressources pour échapper à un prédateur. Il sait se laisser tomber sur le sol et rester immobile sans faire de bruit, caché dans la végétation.

Tous ces exemples montrent donc qu'une disposition probablement primitive à construire un nid se trouve conservée chez un certain nombre d'espèces, mais

Source : MNHN, Paris

que la sélection réalisée au cours de l'évolution en faveur du maintien de ce comportement a pu se faire en fonction d'une utilité qui apparaît de nature différente suivant les espèces, le nid ayant une importance majeure soit pour abriter et protéger les jeunes des prédateurs, soit pour protéger les adultes, soit pour les aider à réduire leur métabolisme, soit pour assurer un milieu stable pendant l'hibernation soit pour plusieurs de ces raisons réunies.

Posture — Locomotion. — Chez aucun Lémurien nous n'avons constaté de préférence absolue pour une strate de la forêt. Toutes les espèces peuvent fréquenter indifféremment tous les niveaux dans les arbres. Suivant qu'ils recherchent plus ou moins le soleil, les Propithèques, les Indris, les Lémurs et les Hapalémurs peuvent se tenir au sommet des arbres pour s'exposer aux premiers rayons du soleil ou près du tronc pour se protéger de la chaleur trop forte. De même, les Lémuriens peuvent fréquenter tous les niveaux pour rechercher leur nourriture et les espèces habituées à s'abriter dans un trou, comme certains *Lepilemur*, ont été trouvées dans leur abri à des hauteurs très variables, aussi bien près du sol qu'en haut des grands arbres, suivant l'allure de la forêt.

Malgré cette relative plasticité, on remarque cependant, comme nous avons pu le souligner au cours de l'étude des différents genres, des tendances assez nettes à fréquenter certains niveaux avec prédilection. C'est ainsi, par exemple, qu'on rencontre surtout les *Varecia*, les *Lemur mongoz* et les *Phaner* près de la canopée, les *Lemur fulvus* comme les *Cheirogaleus* surtout à un niveau moyen, les *Microcebus* plus fréquemment dans les petits arbres et les buissons, et les *Lemur catta* souvent sur le sol.

Types de support préférentiel des divers Lémuriens

	Gros troncs ou grosses branches	Branches moyennes	Branches fines	Troncs et branches verticales ou inclinées	Branches horizontales	Sol ou végétation près du sol
Microcebus murinus		+	+++	++	++	
Microcebus coquereli		+	++	++	++	+
Cheirogaleus major	++	++	+	+	++	
Cheirogaleus medius	+	++	++	+	++	
Phaner furcifer	++	++	+	+	++	
Lepilemur	++	++		+++	+	
Varecia variegata	+++	+		+	+++	
Lemur macaco, L. fulvus, L. mongoz, L. coronatus, L. rubriventer	++	+		+	+++	+
Lemur catta	++	+		++	++	++
Hapalemur griseus	+	+		+++	+	
Hapalemur simus	++	+		+++	+	+
Indri indri	+++	+		+++	+	
Propithecus diadema et *Pr. verreauxi*	+++	+		+++	+	+
Avahi laniger	++	++		+++	+	
Daubentonia madagascariensis	++	+		++	+++	+

Source : MNHN, Paris

Les supports utilisés avec prédilection et la position sur ces supports varient aussi d'une espèce à l'autre, en fonction du poids et de la taille des animaux, mais aussi en fonction de certaines adaptations particulières. Les *Microcebus* peuvent adopter à peu près toutes les positions tandis que certains types, comme les *Lemur fulvus* gardent le corps le plus souvent en position horizontale; d'autres, comme les *Hapalemur* et les *Lemur catta*, montrent une tendance à adopter une position plus verticale; d'autres enfin, comme les *Indriidae* et les *Lepilemur*, adoptent à peu près constamment une posture verticale.

En ce qui concerne leur locomotion, on peut schématiquement séparer les Lémuriens de Madagascar en deux groupes principaux en distinguant : un type peu spécialisé groupant les *Lemuridae*, les *Daubentoniidae*, les *Cheirogaleinae*, les *Phanerinae*, et un type étroitement spécialisé pour le saut en position verticale comprenant les *Lepilemuridae* et les *Indriidae*.

Les animaux appartenant au premier groupe sont de tailles inégales mais sont tous capables de se déplacer d'une façon comparable à la marche ou à la course sur les branches plus ou moins horizontales des arbres jusque dans les plus fines ramifications susceptibles de supporter leur poids. Ils sautent pour passer de l'extrémité d'une branche à une autre.

Les Cheirogales, bien que comparables à beaucoup de points de vue aux autres animaux de ce premier groupe, doivent être mis légèrement à part par suite de la faible longueur de leurs pattes, relativement à celle du corps. Ils semblent assez mal à l'aise sur les petites branches et leurs voies de prédilection sont les grosses branches horizontales où ils circulent comme sur des routes.

Cheirogaleus major et surtout *C. medius*, lorsque leur queue est chargée de graisse, adoptent souvent le galop quand ils doivent se déplacer rapidement. C'est aussi très fréquemment le cas de *Varecia variegata*, le plus gros et le plus lourd des *Lemurinae*, lorsqu'il court sur les grosses branches.

Chez tous, la manière de sauter semble comparable. La queue est utilisée le plus souvent comme balancier pendant la marche ou le saut; elle semble par contre être gênante chez *C. medius*, lorsqu'elle est très chargée de réserves et que l'animal progresse sur une petite branche; il la porte alors souvent alternativement d'un côté et de l'autre du support pour garder son équilibre.

Parmi ces animaux, les *Cheirogaleus* et *Daubentonia* sont les moins bien doués pour le saut. Les *Phaner* sont, par contre, parmi les mieux adaptés; ils se déplacent près des cimes et, pour passer d'un arbre à l'autre, franchissent avec une très grande aisance, par des sauts qui ressemblent à des vols planés, les distances qui séparent l'extrémité des branches.

Comme nous l'avons signalé, les *Hapalemur* et les *Lemur catta* se distinguent un peu des autres *Lemuridae* en adoptant plus souvent une posture verticale dans leurs déplacements. *L. catta* utilise plus fréquemment que les autres *Lemur* des branches inclinées pour ses déplacements (Sussman 1974). Il est, en outre, mieux adapté à une progression sur le sol (Walker 1972).

Daubentonia, enfin, grâce à ses fortes griffes, peut non seulement se déplacer sur les gros troncs verticaux mais aussi progresser très facilement en s'agrippant sous les branches.

Source : MNHN, Paris

En comparant ce que nous avons vu à propos de chacune de ces espèces peu spécialisées, on peut considérer que toutes ont, en gros, les mêmes possibilités. Les espèces les moins spécialisées semblent être les *Microcebus murinus* ou *rufus* et les *Lemur* qui, bien que très différents par la taille, ont un grand nombre de possibilités de déplacements et de mouvements comparables : les *Lemur* se déplaçant sur les branches fortes ou moyennes, les *Microcebus* pouvant le faire sur les brindilles ou dans les buissons. Cette différence de taille est évidemment un avantage pour les *Microcebus* qui peuvent ainsi se mouvoir dans des types de milieu plus variés. Cette particularité (alliée d'ailleurs à la variété de leur régime) leur permet de fréquenter les forêts du Sud composées surtout de *Didiereaceae*, aux branches verticales, et de buissons où les *Lemur* ont des difficultés pour se mouvoir.

Les animaux appartenant au deuxième groupe, qui sont spécialisés pour le saut avec départ en position verticale *(Lepilemur* et *Indriidae)* ont, comme nous l'avons vu, une locomotion assez comparable. Les *Indriidae* sont cependant plus spécialisés que les *Lepilemur*, car ils n'adoptent que très rarement, même pour se nourrir, une position quadrupède normale, et leur membre antérieur est capable d'une grande variété de mouvements. En outre, quand les *Lepilemur* sautent, leur corps reste légèrement incliné, tandis qu'il atteint une horizontalité parfaite chez les *Indriidae* qui peuvent véritablement planer dans l'air. Comme pour *Microcebus*, il ne semble pas que l'on puisse considérer que ces animaux possèdent un véritable patagium; mais l'aplatissement dorso-ventral du corps, la position horizontale des membres pendant le saut, facilitent certainement leur progression dans l'air. Comme nous l'avons vu, la queue n'est alors d'aucune utilité. *Indri indri*, qui est un des meilleurs sauteurs, en est même presque dépourvu.

La partie postérieure du corps des *Lepilemur* est large et massive, les cuisses sont puissantes mais relativement courtes. C'est ce qui peut expliquer la position inclinée vers l'avant et non pas parfaitement horizontale de l'animal pendant le saut. A l'arrivée, cette partie inférieure se retrouve nettement en avant tandis que le haut du corps de l'animal s'incline vers l'arrière.

Chez les *Indriidae*, par contre, la partie postérieure du corps est maigre et les cuisses sont longues. Jusqu'à l'arrivée c'est la partie antérieure du corps qui est en avant et l'animal doit faire un rétablissement pour porter ses membres postérieures au niveau des antérieurs afin qu'ils touchent ensemble le support.

Lorsque les *Indriidae* et les *Lepilemur* ont à grimper ou à descendre le long d'une liane ou d'une branche verticale (ce qu'ils font beaucoup plus fréquemment que les *Lemur* car c'est presque leur seul moyen de changer de niveau dans les arbres) ils s'y prennent généralement de la même façon que les *Lemur*, mais semblent plus gauches.

Nous n'en avons que rarement observé montant le long d'un gros tronc. Quand ils ont à y grimper, ils préfèrent alors utiliser une liane proche ou bien sautent du tronc à une branche supérieure, puis à nouveau sur le tronc et ainsi de suite.

Lorsqu'ils sont au milieu des ramifications les plus fines pour rechercher leur nourriture, ces animaux peuvent adopter des positions très variées. Il leur est possible, bien que d'une façon nettement moins adroite que les *Lemur*, d'atteindre tous les fruits qu'ils désirent, par exemple, en se suspendant par leurs quatre membres sous des branches ou en se tenant par les pieds, la tête en bas.

Source : MNHN, Paris

L'ensemble de ces remarques fait bien ressortir les différences qui existent entre les deux types de Lémuriens : un type peu spécialisé, se déplaçant avec le corps en position horizontale et capable de se mouvoir dans presque tous les milieux avec à peu près les mêmes facilités (un *Lemur* peut même nager à la manière d'un Chien) et un type sauteur extrêmement spécialisé, doué pour un seul mode de locomotion, le saut, mais en très nette infériorité pour le reste par rapport au type précédent (incapable de nager selon le témoignage des bûcherons). Dans une forêt normale, comprenant une importante proportion d'arbres moyens, avec des branches horizontales, la supériorité du type *Lemur* paraît, au premier abord, évidente sur presque tous les plans, alors que l'intérêt de la spécialisation du type *Propithecus* n'apparaît pas très clairement et semble mal compenser sa maladresse dans certaines situations.

Nous avons cependant pu constater que le mode de déplacement par sauts en position bipède, des *Propithecus*, généralement observé uniquement dans le cas de déplacements des animaux sur le sol, peut dans certains cas se montrer très efficace, même, semble-t-il, particulièrement bien adapté à un déplacement très rapide sur les gros troncs horizontaux des forêts galerie. Les animaux en position bipède rebondissent de branches en branches, faisant aisément des crochets, et peuvent ainsi distancer n'importe quel prédateur.

La spécialisation des *Propithecus* paraît plus intéressante encore dans les parties plus sèches de la forêt, plantées surtout de petits arbres aux branches peu fournies, où les *Lemur* paraissent en infériorité. Ceci est évident dans l'extrême Sud de Madagascar où les *Propithecus* sont parfaitement adaptés au type de forêt, presque uniquement constitué de troncs de *Didiereaceae*, sans rameaux horizontaux. Les *Lemur* y étaient d'ailleurs rares ou absents, ou, tels les *L. catta*, s'étaient spécialisés pour la marche sur le sol, tandis que *Propithecus* et *Lepilemur* y étaient très abondants.

Il est intéressant de signaler qu'il n'existe aucune adaptation à Madagascar correspondant au type *Lorisinae* afro-asiatique, à démarche très lente. Cependant *Cheirogaleus* semble être la forme malgache qui s'en approche le plus. Quelquefois, le déplacement lent et prudent de ces animaux, particulièrement dans le cas des *C. medius*, peut en effet rappeler un peu les Pottos africains.

Mains et pieds. — La morphologie de la main et du pied et ses variations chez les Lémuriens ont fait l'objet d'études assez poussées.

Dans l'ensemble du groupe, la forme du pied est beaucoup plus homogène que celle de la main. C'est une pince dont on voit le perfectionnement s'accentuer des petites aux grosses espèces, grâce au grand développement du pouce et son

---

(1) Cette forme du pied a été considérée par Napier et Walker (1967) comme adaptée à la locomotion par progression et sauts sur des supports verticaux. Comme le signale M. Martin (1972) tous les Prosimiens fossiles et actuels connus montrent des caractères du pied assez comparables.

Comme le montre le tableau p. 455, presque tous les Lémuriens malgaches peuvent se déplacer sur des supports verticaux, mais cette spécialisation n'est devenue très nette que chez quelques types, bien que tous les intermédiaires existent. *Indri indri*, le plus lourd des *Indriidae*, semble le plus spécialisé à ce point de vue. Son poids le rend plus dépendant des troncs verticaux. Une même spécialisation a dû se produire avec encore plus de netteté chez les anciens Lémuriens géants.

Source : MNHN, Paris

opposition à l'ensemble des autres doigts. C'est avant tout un outil utilisé pour saisir un support et prendre appui sur lui durant la locomotion. Le développement de larges coussinets digitaux s'est opposé à la formation de griffes. Seul le 2e doigt possède une griffe allongée, très utilisée pour la toilette, et c'est la seule adaptation étrangère à la locomotion que l'évolution ait tolérée ([1]).

La main a, au contraire, été dans certains cas plus ou moins déviée de son principal usage pour la locomotion. Chez les *Cheirogaleidae*, la main est encore très primitive. Le pouce n'a pas de rôle particulier très marqué, il est plus faible que les autres doigts. Souvent il s'oppose cependant aux autres doigts pour tenir un objet fin. Cette main est relativement plus faible dans le genre *Cheirogaleus;* lorsque ces animaux marchent sur une branche, le deuxième ou le troisième doigt reste replié et ne participe pas à la prise. Ceci est particulièrement net chez *Cheirogaleus medius*. C'est, là encore, un caractère qui peut rappeler un peu la spécialisation des *Lorisinae*. La main est, au contraire, relativement très puissante chez *Phaner*. Elle peut saisir avec force les petites branches lorsque ces animaux sautent dans le feuillage de l'extrémité d'une branche à une autre. Cette main, grâce à des ongles carénés et pointus, permet aussi aux *Phaner* de s'agripper avec force et dans toutes les positions, même sur des surfaces presque plates et lisses comme celles des gros troncs de Baobab. Ils peuvent ainsi lécher ou racler les gommes sur les troncs avec leur peigne dentaire. Ils partagent en partie cette possibilité avec les *Microcebus* et probablement *Allocebus*, ainsi qu'avec certains *Galagidae* africains mangeurs de gommes comme *Euoticus* (Charles Dominique 1971).

Daubentonia semble, grâce à ses griffes encore beaucoup plus puissantes, adopter un nombre plus varié de postures que les autres Lémuriens. Comme nous l'avons vu, un *Lemur*, pour s'agripper à un gros tronc (ce qu'il fait rarement et maladroitement), doit plus ou moins embrasser celui-ci. Il adhère à la surface grâce à ses coussinets palmaires et plantaires. Un *Propithecus* adopte dans ces conditions une posture semblable. Cela lui est cependant plus facile grâce à la forme de son corps. Aucun Lémurien ne peut par contre prendre une prise aussi solide que *Daubentonia*. Ce dernier s'accroche avec ses griffes sur le tronc des gros arbres, pendant qu'il déchire l'écorce de ses dents pour y chercher les larves. Il peut même s'accrocher ainsi avec force sous une grosse branche pendant qu'il recherche sa nourriture, ce que ne pourrait faire un *Lemur*.

Chez *Daubentonia*, en plus de l'existence de griffes puissantes à presque tous les doigts, le troisième présente la curieuse particularité d'être allongé et extrêmement fin. Cette spécialisation n'existe, même sous forme d'ébauche, chez aucun autre Lémurien malgache. Elle est très défavorable, aussi bien pour la locomotion que pour la préhension fine et il fallait certainement que le type d'alimentation auquel elle donnait accès soit très bénéfique pour compenser ces infériorités.

Comme nous l'avons vu, la main a de nombreux usages chez les *Cheirogaleidae* et les *Lemuridae*. Elle en a nettement moins chez les *Indriidae* et chez les *Lepilemuridae*. Elle s'est, chez ces types, secondairement très spécialisée pour la locomotion par sauts de tronc en troncs, avec le corps en position verticale. Le pouce a relativement diminué d'importance tandis que la main et les doigts se sont allongés, devenant plus aptes à saisir les troncs avec la paume et les doigts. La préhension fine est

Source : MNHN, Paris

ainsi devenue très difficile. La position verticale du corps pourrait pourtant permettre une plus grande libération de la main pour des usages variés, si les nécessités de la locomotion n'étaient pas si impérieuses.

Régime. — On peut également, au point de vue du régime, séparer très schématiquement les Lémuriens malgaches en deux groupes : les Insectivores-frugivores-gommivores et les Foliivores-frugivores. Certains des genres que nous avons considérés comme peu spécialisés au point de vue de leur locomotion sont également assez peu spécialisés au point de vue de leur régime. Une nette tendance insectivore se remarque chez *Microcebus*, *Daubentonia* et *Cheirogaleus*, avec une spécialisation un peu plus frugivore et surtout plus florivore chez ce dernier. Tableau p. 46.

Phaner, comme *Microcebus*, mais d'une façon bien plus habituelle, présente la particularité de pouvoir vivre en commensal de certains Homoptères suceurs de sève, en léchant leurs sécrétions, les *Microcebus*, *Phaner* et *Daubentonia* peuvent aussi manger des gommes et la sève de certains arbres. Cette spécialisation semble d'ailleurs nettement plus poussée chez *Phaner*. Aucun de ces animaux ne semble consommer de feuilles. Ils peuvent cependant, comme les *Microcebus*, qui, en captivité, mordillent les pétioles de Bambous ou lèchent les fleurs, rechercher le pollen et les jus sucrés et manger des bourgeons. Tous en captivité sont friands de miel et il est possible qu'ils en consomment quelquefois dans la forêt où les ruches de diverses Abeilles sauvages sont fréquentes.

A l'opposé de ces animaux à régime très varié, le second groupe, formé par les *Lemur*, les *Hapalemur*, les *Lepilemur* et les *Indriidae*, a un régime plus spécialisé dans le sens végétarien. Comme les autres, ils peuvent consommer des fleurs et des gommes *(Propithecus)*; mais ils consomment tous surtout des feuilles et des fruits. Une tendance plus frugivore se remarque chez les *Lemur*, tandis qu'une tendance plus foliivore caractérise les *Propithecus* et surtout les *Lepilemur* et les *Hapalemur*. Les Propithèques comme les Lémurs consomment beaucoup de bourgeons, mais il semble qu'une certaine quantité d'écorce soit en outre nécessaire dans leur alimentation, ce qui ne paraît pas le cas pour les Lémurs.

Reproduction. — Tous les Lémuriens malgaches ont une saison de reproduction nettement marquée, mais les jeunes sont plus ou moins développés à la naissance et le comportement maternel est variable d'une espèce à l'autre. Tableau p. 461.

Nous avons réuni dans le tableau toutes les données que nous avons recueillies concernant les époques de reproduction des Lémuriens à Madagascar (Petter-Rousseaux 1962 et observations non publiées, Jolly 1966, Richard 1974). Comme on le voit, il persiste encore beaucoup d'inconnues, notamment en ce qui concerne les genres *Phaner*, *Avahi* et *Daubentonia*.

Nous pouvons cependant constater qu'à Madagascar les accouplements sont répartis sur la plus grande partie de l'année, si l'on considère l'ensemble des espèces; les Propithèques comme les Indris s'accouplent en janvier et février, les Lémurs en avril, mai, juin, les Lépilemurs de mai à juillet, les Microcèbes et les Cheirogales à partir d'octobre. Dans le Nord-Ouest, par exemple, qui comporte une saison des pluies de six mois, les Microcèbes s'accouplent au début de la saison des pluies, et les Lépilemurs à la fin.

Source : MNHN, Paris

Régime de base des différents Lémuriens dans la nature

	Insectes ou autres petites proies animales	Fruits	Fleurs Pollen Nectar	Feuilles	Gommes	Écorces	Sève et sécrét. d'Homoptères
Microcebus murinus	+++	+++	++		+		+
Allocebus trichotis	(+ ?)	(+ ?)	(+ ?)		(+++ ?)		(++ ?)
Microcebus coquereli	++	+++	+		++		++
Cheirogaleus major	+	+++	++				
Cheirogaleus medius	+	++	+++				
Phaner furcifer	+	+	++		+++		+++
Lepilemur		+	+	+++		+	
Varecia variegata		+++	+	++		+	
Hapalemur griseus		+		+++			
Hapalemur simus		+		+++			
Indri indri		++	++	+++	+	+	
Propithecus verreauxi et Pr. diadema		+	++	+++	+	+	
Avahi laniger		+	+	+++	(+ ?)	+	
Daubentonia madagascariensis	+++	++			++		
Lemur macaco, L. fulvus, L. mongoz, L. coronatus, L. catta, L. rubriventer		++	++	++		+	

Il peut y avoir de légers décalages d'une région à l'autre, pour la même espèce, mais il n'y a pas de véritable opposition entre l'Est et l'Ouest. Par exemple : les *Microcebus murinus* et *rufus* qui occupent toute l'île, avec des formes géographiques différentes, se reproduisent sensiblement à la même époque dans la forêt humide de l'Est et dans les régions sèches de l'Ouest.

Les mises-bas se répartissent également tout au long de l'année, de fin novembre à fin février pour *Microcebus murinus*, en juin-juillet pour les *Propithecus*, de septembre à novembre pour les *Lemur* et *Lepilemur*.

Dans des conditions identiques de latitude et de variation saisonnière de la photopériode, chaque espèce a donc son rythme reproducteur propre, comme on a pu le constater par ailleurs chez de nombreux autres Mammifères.

Il ne semble pas que l'état de la mère soit le principal facteur sur lequel joue la sélection. Pour les Propithèques par exemple, pour lesquels c'est très visible dans certaines régions comme dans le Sud-Ouest, il semble même que l'effort physiologique le plus important demandé à la mère se situe à la plus mauvaise période et qu'elle en souffre très nettement.

Les conditions particulièrement difficiles de la période de sécheresse dans le Sud rendent encore plus important un ajustement étroit du cycle de développement du jeune avec la période de productivité maximum de la végétation. Or, il est intéressant de remarquer, comme l'ont mis en évidence les travaux de Jolly (1966) et Richard (1973) que chez les *Propithecus v. verreauxi* comme chez les *Lemur catta*

Source : MNHN, Paris

Période de reproduction des Lémuriens à Madagascar

Pointillé : accouplements; trait plein : gestation; tirets : mises-bas; tirets et points : allaitement

une adaptation spéciale permet une préparation et une synchronisation des accouplements, aboutissant au meilleur rendement possible avec un seul cycle œstrien.

Plusieurs espèces de la forêt orientale ne se reproduisent pas chaque année. *Daubentonia* semble avoir une croissance relativement lente et ne se reproduit probablement que tous les deux ans. Les *Propithecus diadema* n'ont probablement aussi qu'un jeune tous les deux ans et selon Pollock (1975) les *Indri* ne se reproduiraient même que tous les deux ou trois ans.

En considérant l'ensemble des observations sur le régime et les conditions climatiques et en les rapprochant des études réalisées sur le développement du jeune, on peut remarquer un ajustement des périodes de reproduction par rapport aux saisons, pour que celui-ci trouve le maximum de facilité lorsqu'il sera en état de commencer à vivre indépendant. La sélection pour cet ajustement a dû être particulièrement stricte dans les régions Ouest et Sud de l'île où les conditions de sécheresse peuvent être très dures. Les vitesses de développement des jeunes des diffé-

Source : MNHN, Paris

rentes espèces ne sont en effet pas identiques. Les saisons les plus favorables ne sont pas non plus exactement concordantes dans tout Madagascar. Les aliments consommés par les différentes espèces sont de nature différente et les jeunes feuilles et les fleurs, par exemple, plus particulièrement consommées par les foliivores, apparaissent avant les fruits. Il n'est donc pas étonnant que l'on constate des différences dans les dates de naissance des espèces.

Les Propithèques au développement relativement long et mangeant des jeunes feuilles et des bourgeons peuvent naître plus tôt que les Lémurs. Ils doivent, en outre, profiter pleinement de la saison humide pour pouvoir supporter, dans certains cas, la prochaine saison sèche. Ils mettent, en effet, près de deux ans pour devenir adultes, contrairement aux petites espèces qui ne mettent qu'un an. Les Cheirogales, mangeurs de fleurs, et de fruits et dont la croissance est rapide doivent cependant naître assez tôt pour amasser assez de réserves avant d'hiberner. Les Microcèbes ont la possibilité de naître durant une période plus longue et à une date plus tardive, la variété de leur régime et leur tendance insectivore offrant certainement aux jeunes une période favorable de plus grande durée. Ils arrivent, en outre, facilement à assimiler rapidement assez de réserves pour subir, par exemple dans l'Ouest et le Sud, les rigueurs de la prochaine saison sèche.

Comme l'ont observé Kaudern (1914), Petter-Rousseaux, Martin (1972) et Andriantsiferana (1973), les *Microcebus murinus* peuvent même avoir deux portées successives dans une même saison.

Vie sociale. — On peut constater une variété relativement grande dans les types sociaux des différentes espèces. Les *Cheirogaleinae*, *Phanerinae*, *Lepilemuridae* et *Daubentoniidae* sont à tendance plus ou moins solitaire, c'est-à-dire qu'on les observe souvent seuls, bien que d'autres individus existent dans le voisinage. Les *Lemuridae* et *Indriidae* montrent, par contre, un système social plus complexe.

On peut ainsi considérer que chez les Lémuriens malgaches il existe schématiquement des animaux à structure sociale « primitive » et d'autres à structure sociale « évoluée ».

Chez tous, on remarque un grand nombre de possibilités d'intercommunication grâce à des signaux auditifs, olfactifs, visuels et tactiles.

— On peut distinguer chez chaque espèce des signaux sonores assez variés que l'on peut, comme nous l'avons vu, grouper schématiquement (Petter et Charles Dominique 1975) en signaux de contact ou d'appel, signaux de liaison, signaux d'alarme, signaux de refus de contact et signaux de détresse.

Chez les Lémuriens à structure sociale « primitive », les signaux auditifs sont souvent assez discrets et peu diversifiés. Ils sont généralement plus intenses et complexes chez les Lémuriens à structure sociale « évoluée ».

Alors que chez presque tous les Lémuriens grégaires le jeune est, sauf exception, porté en permanence par la mère, chez les solitaires la mère dépose son jeune dans un nid ou dans la végétation pour le récupérer plus tard. Il existe alors un cri d'appel mère-jeune émis le plus généralement en premier par la mère à qui répond le jeune. Ce dernier, quand il est seul, reste parfaitement immobile et silencieux, ce qui lui assure une protection très efficace.

Source : MNHN, Paris

Chez les Lémuriens grégaires, l'enfant qui est porté, dans la majorité des cas, sous le ventre de sa mère, émet de temps en temps des petits cris de contact d'intensité variable. C'est surtout dans les situations d'inconfort (faim, mauvaise position, fatigue après des sauts répétés de la mère) que le jeune émet ses cris de contact auxquels la mère répond généralement en lui portant des soins. Léché, il se calme aussitôt. Par contre, accidentellement séparé de sa mère, le jeune émet généralement des cris violents et ininterrompus, jusqu'à ce qu'elle vienne le récupérer. Ces derniers cris, qui déclenchent immédiatement l'intérêt de la mère, comme d'ailleurs celui des autres membres du groupe, peuvent aussi être interprétés comme des signaux de détresse.

Chez les Lémuriens nocturnes, certaines espèces émettent une vocalisation associée à l'accouplement *(Microcebus murinus, Microcebus coquereli, Hapalemur griseus)*. Ces vocalisations n'existent pas ou, en tous cas, pas aussi nettement, chez les Lémuriens diurnes grégaires qui communiquent pour cela à courte distance surtout par des signaux visuels et odorants. Le cas d'*Hapalemur griseus* est intéressant : nocturne et grégaire, il émet un cri sexuel très caractéristique. Notons cependant que chez cette espèce les groupes sociaux semblent réduits au couple et aux jeunes, et qu'une certaine activité crépusculaire, voire diurne, peut s'ajouter à l'activité nocturne.

A côté de ces vocalisations liées à la recherche du contact (mère-jeune ou sexuel), il existe des vocalisations associées aux communications tactiles. Nous n'avons pas noté de différences entre solitaires nocturnes et diurnes grégaires qui se comportent comme beaucoup d'autres espèces de Mammifères chez qui les contacts physiques sont préparés et facilités par des vocalisations.

La plupart des Lémuriens nocturnes sont, comme nous l'avons vu, solitaires; leurs déplacements ne sont pas coordonnés et il n'existe donc pas de signal sonore permettant la cohésion d'un groupe en déplacement. Cependant, *Phaner furcifer* est partiellement grégaire, mâle et femelle coordonnant leurs déplacements par une vocalisation spéciale une partie de la nuit.

Un degré supérieur est représenté par *Avahi laniger*, *Hapalemur griseus* et *Lemur mongoz* qui ont aussi une vie grégaire plus prononcée. Chez eux, comme chez les autres *Lemuridae* et *Indriidae*, les cris de cohésion sont échangés en permanence lors des déplacements. Ils comportent souvent des gradients de forme et d'intensité qui informent les partenaires de l'état émotionnel de chaque individu. Ce système est assez général chez les animaux forestiers grégaires (Oiseaux, Cercopithèques, etc.) qui ne peuvent pas toujours rester en contact visuel.

D'autres signaux de liaison sonore existent chez les Lémuriens grégaires après qu'ils se soient brusquement dispersés pour échapper à un danger, ou bien dans d'autres cas (*L. catta*, par exemple) avant le départ du groupe. Bien entendu, ce deuxième type de liaison sonore n'existe pas chez les formes solitaires ni chez *Phaner furcifer ; Hapalemur griseus*, *Avahi laniger* et *Lemur mongoz* (?) les émettent comme leurs homologues diurnes.

Un troisième type de liaison sonore contribue à signaler le territoire aussi bien chez les nocturnes solitaires que chez les diurnes grégaires. Ces cris sont interprétés comme « territoriaux » car ils sont souvent associés à des confrontations territoriales. Ces vocalisations ont une fréquence variable suivant les saisons (saison de repro-

Source : MNHN, Paris

duction) mais en général, plus la densité de population est forte, plus les confrontations sont nombreuses et plus ces vocalisations sont fréquentes. Pour la plupart des espèces diurnes grégaires, les individus du groupe social synchronisent rapidement leurs vocalisations pour former des chœurs. Cette synchronisation existe chez *Lemur mongoz*, *Hapalemur griseus ;* elle est moins nette chez *Avahi laniger* et *Phaner furcifer*.

C'est surtout pour ces types de vocalisations que l'on remarque une adaptation de la structure du cri aux conditions écologiques. Chez les *Cheirogaleinae*, par exemple, les cris ont une portée très limitée (Chappuis 1971), les sons de faibles longueurs d'ondes étant rapidement arrêtés en forêt. Ils suffisent cependant pour les communications à faible distance. Les « territoires » des animaux étant très rapprochés, ils peuvent facilement communiquer. C'est l'inverse qui se produit pour les Indris dont les cris ont une fréquence relativement basse, sont modulés et peuvent ainsi avoir une portée correspondant à la signalisation d'un très vaste « territoire ».

On trouve d'autres exemples de cette évolution dans les cris de rassemblement ou d'alerte chez *L. catta* (qui sont mieux adaptés que de simples grognements pour des communications au sein d'une grande troupe dissimulée dans le feuillage) ou dans les cris territoriaux des différentes espèces de Lémurs.

Comme la plupart des Vertébrés supérieurs, presque tous les Lémuriens émettent des cris d'alarme en situation d'alerte. Le rôle de ces vocalisations est évident chez les espèces grégaires chez qui tout ennemi est signalé immédiatement aux congénères qui ne l'ont pas encore aperçu. Comme le remarque Jolly (1966) il est alors plus important pour l'individu alarmé d'alerter la troupe que de ne pas attirer l'attention. Chez les animaux solitaires, le rôle social est moins évident, surtout pour les espèces très dispersées, mais il faut tenir compte du fait que beaucoup d'animaux associent les alarmes d'autres espèces à la présence d'un danger. Le juvénile qui accompagne longtemps sa mère peut aussi apprendre à reconnaître les dangers signalés par les alarmes.

Chez les nocturnes dont les taches oculaires contrastées (fig. 198) indiquent bien, malgré la faible lumière, la direction du regard, le rôle du cri peut avoir une signification sociale plus précise (Pariente 1975). A la différence des nocturnes, les Lémuriens diurnes émettent les alarmes en synchronisation (Croueeeeee... de *Lemur fulvus*, rugissement de *Varecia variegata*, etc.) ou tout au moins, l'alarme est reprise par tous les individus du groupe, même s'ils n'ont pas vu le danger (Shi-fack de *Propithecus verreauxi*). Ces alarmes sont associées à des signaux visuels : hochement de la tête, balancement de la queue, direction du regard rendue bien visible comme pour les nocturnes par les taches contrastées de la tête, rappelant les systèmes d'alerte sociale de nombreuses espèces de Mammifères grégaires. Lorsque plusieurs espèces sont sympatriques (par exemple *Propithecus* et *Lemur*), les signaux de l'un peuvent aussi servir d'alerte pour l'autre. Chez certaines espèces, ces cris d'alarme peuvent prendre une signification d'intimidation (par exemple *Varecia variegata* à la vue d'un Oiseau de proie). Il est intéressant de noter que, comme les autres *Lemuridae*, les espèces nocturnes, *Lemur mongoz* et *Hapalemur griseus* synchronisent leurs alarmes qu'ils associent également à des signaux visuels. Chez *Phaner furcifer*, le mâle et la femelle se répondent souvent, mais pas toujours, quand l'un d'eux est alerté. Il en est de même pour *Avahi laniger*. Chez les espèces plus solitaires, comme les Galagos, si un individu émet des alarmes, les voisins sont alertés mais ne répondent pas (Charles Dominique comm. pers.).

Source : MNHN, Paris

Fig. 198, signaux visuels chez les Lémuriens (dessins G. F. Parente). — La nuit, chez les Lémuriens nocturnes, les pupilles foncées, entourées de taches sombres font paraître les yeux comme de grosse taches noires : 1, *Cheirogaleus major* ; 2, *Phaner furcifer* ; 3, *Lepilemur edwardsi* ; 4, *Daubentonia madagascariensis* ; 5, *Avahi laniger*. — Le jour, chez les Lémuriens diurnes

Source : MNHN, Paris

ou crépusculaires, les yeux apparaissent comme des taches claires sur fond sombre. Chez *Hapalemur*, l'effet de contraste est peu développé : 6, *Hapalemur griseus ;* 7, *Varecia variegata ;* 8, *Indri indri ;* 9, *Lemur catta.*

Comme beaucoup de Mammifères, les Lémuriens régulent leurs contacts par des *cris de refus* qui contrebalancent les *cris de recherche du contact.* Les gradients traduisent l'état émotionnel des partenaires qui, sans trop de heurts, parviennent ainsi à établir les contacts tactiles au moment où chacun est prêt. Les vocalisations signalant le refus de contact sont souvent associées à des postures caractéristiques. En général de faible intensité, ces cris semblent avoir peu évolué et se ressemblent beaucoup d'une famille à une autre. Dans certains cas, ces vocalisations dépassent leur rôle social pour prendre une signification d'avertissement envers un prédateur (grognement de menace de *Microcebus murinus* et *Cheirogaleus medius*, sifflement de *Daubentonia).*

Cette vocalisation associée à la douleur, à la frayeur (animal saisi brusquement), et parfois même à l'agonie, est, comme la précédente, assez semblable d'une famille à une autre et comparable à celle de nombreux autres Mammifères. Nous l'avons interprétée comme un signal de rupture du combat intraspécifique. Il est possible aussi que ce signal, même s'il est inutile à l'individu capturé par un prédateur, apprenne aux congénères à reconnaître les prédateurs vraiment dangereux pour l'espèce.

En comparant l'ensemble de ces types de vocalisations chez les différentes espèces de Lémuriens malgaches, on s'aperçoit que les rares espèces nocturnes grégaires (*Lemur mongoz*, *Hapalemur griseus*, *Avahi laniger* et, dans une moindre mesure, *Phaner furcifer*) ont à la fois les vocalisations des nocturnes typiques et celles des diurnes typiques. En considérant ces différents éléments on peut en déduire que c'est la vie grégaire ou solitaire qui a surtout orienté l'évolution des répertoires vocaux. Les espèces grégaires nocturnes constitueraient un stade de passage entre la vie nocturne et la vie diurne. Il ne faut cependant pas oublier qu'une variation de taille sépare les espèces nocturnes des espèces diurnes.

L'analyse des répertoires vocaux des Lémuriens montre, en outre, que ce phylum a un répertoire vocal « classique » comparé à celui des Primates supérieurs et même à celui de nombreux autres Ordres de Mammifères (Andrew 1963; Jolly 1966).

Chez les Primates supérieurs, le nombre des signaux vocaux intermédiaires et combinés ainsi que les mimiques et postures associées compliquent le répertoire. Toutes proportions gardées, les Lémuriens diurnes présentent également une plus grande gradation dans leurs signaux que les espèces nocturnes.

Comme nous l'avons vu, l'interprétation de signaux auditifs est compliquée car il peuvent, dans certains cas, ne servir qu'à attirer l'attention sur un autre type de signal (visuel ou olfactif) ou à le renforcer et il peut y avoir appel par un type de signal et réponse par un autre.

— Les signaux olfactifs sont très utilisés chez les Lémuriens à structure « primitive », mais c'est chez certains des « plus évolués » qu'ils semblent atteindre leur maximum de complexité. Chez les petites espèces nocturnes, dont le domaine vital est assez réduit, le marquage olfactif peut être très efficace tout en étant très simple.

Source : MNHN, Paris

De faibles traces odorantes sont sensibles dans l'atmosphère plus humide de la nuit, même pour notre odorat déficient. On repère souvent ainsi la présence de Microcèbes en se promenant en forêt. Le domaine vital des animaux étant restreint, les marquages peuvent être renouvelés souvent et le message transmis peut être assez complexe.

Les *Microcebus*, comme les *Galaginae* africains, « marquent » essentiellement avec leur urine mélangée à la sécrétion des glandes préputiales ou clitoridiennes, mais ils peuvent le faire aussi par la salive. On ne voit, par contre, chez eux que l'ébauche d'un marquage par les glandes scrotales. Chez les *Cheirogaleus* le marquage se fait essentiellement par les glandes anales. Il y a dépôt d'excréments sur le support en certains endroits fréquentés régulièrement. On peut d'ailleurs remarquer que chez toutes les espèces de Lémuriens une défécation assez massive se produit en cas d'alerte ou de peur. Il existe, en outre, chez les *Cheirogaleus*, un marquage typique par des glandes scrotales développées sur une zone nue à la partie postérieure du scrotum.

Chez *Daubentonia*, c'est aussi essentiellement par l'urine, les glandes scrotales et clitoridiennes qu'est effectué le « marquage ». C'est de même l'unique mode de signalisation olfactive des *Lepilemur*.

Une certaine transition avec le deuxième groupe à structure sociale plus complexe apparaît avec *Phaner furcifer*. Chez les mâles de cette espèce, on trouve, en effet, une large glande cutanée sous le menton. C'est ce même type de glande que l'on retrouve chez *Varecia* et même chez *Hapalemur simus* (qui possède pourtant un autre système de marquage plus complexe).

Dans ce deuxième groupe d'animaux à structure sociale plus évoluée, on ne peut cependant pas considérer qu'il y ait une grande homogénéité, certaines espèces d'un même genre restant encore assez primitives, d'autres, au contraire, montrant des structures glandulaires complexes.

La plupart des *Lemur* sont encore assez primitifs à ce point de vue. Comme nous l'avons vu, ils utilisent, pour le marquage, essentiellement la sécrétion de leurs glandes scrotales et clitoridiennes, mais, dans les phases de grande excitation, les mâles peuvent aussi marquer avec leurs excréments et leur urine dont ils imprègnent le sommet de leur tête, ou frottent sur un support certaines zones de leur épiderme antébrachial.

Chez les *Hapalemur*, comme chez les *Lemur catta*, apparaît, comme nous l'avons vu, un système glandulaire plus complexe s'ajoutant aux autres systèmes de marquage et mettant en jeu des glandes sur le bras et l'avant-bras avec, à cet endroit, une différenciation cornée permettant une incrustation de la marque odorante sur le support (il est intéressant de remarquer que cette tendance à incruster une marque odorante existe déjà pour la salive chez *Microcebus*).

Chez ces espèces à « marquage » très élaboré apparaît un curieux comportement de dissémination des odeurs. La queue enduite de sécrétion dissémine les odeurs d'une façon, semble-t-il, assez passive et non dirigée chez les *Hapalemur griseus* (Petter 1962), mais comme l'a très bien décrit Jolly (1966) d'une façon très active et dirigée chez les *Lemur catta*, dont les mâles peuvent ainsi s'affronter dans de longues batailles d'odeur.

Source : MNHN, Paris

Chez les *Indriidae*, on retrouve un système de marquage primitif par les glandes scrotales et clitoridiennes, mais il s'y ajoute chez les *Avahi laniger* des glandes paires situées latéralement au niveau de l'angle du maxillaire inférieur. Ces dernières glandes correspondent probablement à la glande unique située sous le cou des *Propithecus*.

Il est curieux de constater que cette différenciation glandulaire est absente chez les *Indri*. Il y a probablement chez ces animaux, qui sont les plus évolués des *Indriidae*, remplacement d'un système de marquage olfactif par un système auditif. Un marquage olfactif, certainement moins efficace pour un animal diurne que pour un animal nocturne à cause des conditions hygrométriques, serait en outre peu rentable pour des animaux tels que les *Indri*. En effet, la persistance des odeurs, même si elles sont incrustées dans l'écorce des arbres grâce à des différenciations cornées *(Hapalemur, Lemur catta)*, est relativement peu durable et les « marquages » doivent être régulièrement entretenus, ce qui serait bien difficile à réaliser dans un domaine vital aussi vaste que celui des *Indri*.

Il est intéressant de remarquer, comme l'ont bien décrit Marler (1965), Jolly (1966), Schilling (1975), que tous ces marquages olfactifs sont accompagnés de gestes bien visibles qui à eux seuls représentent probablement un message. Pour un observateur humain, c'est du moins ce qui retient le plus l'attention. Jolly, décrivant les batailles d'odeur des *Lemur catta*, dit qu'elle avait, devant ce spectacle, l'impression d'assister à la projection d'un film muet. Comme l'a remarqué Pages (comm. pers.) cette dissémination active de l'odeur existe probablement aussi, bien que d'une façon plus rudimentaire (bouffées d'odeur), chez *Microcebus coquereli*.

La plupart de ces manifestations de marquage sont nettement amplifiées pendant les périodes d'excitation sexuelles. C'est à ce moment-là, par exemple, que l'on observe le plus de marquage par la glande du cou chez les *Propithecus* ou de combats d'odeur. Chez les *Lemur catta*, le rôle des sécrétions odorantes est complexe. Elles peuvent, à n'importe quelle période, véhiculer de nombreuses informations chimiques sur l'état physiologique des animaux d'une façon directement et immédiatement perceptible, mais aussi (Schilling 1975) d'une façon retardée comme un message en attente du destinataire éventuel. Elles peuvent servir à jalonner le « territoire » et aider ainsi à la reconnaissance des lieux tout en signalant aux voisins une occupation active.

— La signalisation visuelle, plus développée chez les espèces diurnes, n'est pas inexistante chez les espèces nocturnes. C'est du moins ainsi que l'on peut interpréter les dessins de la face des *Microcebus* et *Cheirogaleus*, notamment les marques en forme de lunette qui agrandissent la largeur apparente des yeux (Coss 1972; Pariente comm. pers.), les différenciations contrastées du cou des *Lepilemur mustellinus* ou les marques blanches des *Avahi laniger*.

Les *Hapalemur griseus* montrent, comme nous l'avons vu, une grande variété de postures et des mouvements de queue divers lorsqu'ils sont excités par la colère ou une pulsion sexuelle (Petter et Peyrieras 1970).

Il en est de même chez les *Lemur* et chez les *Propithecus* dont les mouvements de queue ou de tête, ainsi que des postures très variées, accompagnent en général les comportements agressifs ou de soumission, les marquages olfactifs ou les émissions sonores (Petter 1962; Andrew 1963-1964; Jolly 1966). Chez ces espèces

Source : MNHN, Paris

où la structure sociale a atteint son maximum de complexité, on distingue, en outre, très facilement des caractéristiques individuelles surtout dans la disposition du pelage, qui permettent même à un observateur peu aguerri de reconnaître les différents membres du groupe.

Il est évident qu'il existe chez les animaux à type de société plus complexe une grande variété dans les possibilités de signalisation; la couleur joue certainement un rôle dans ce sens pour les espèces dont la taille peut en permettre l'apparition sans qu'elles aient trop à subir la prédation. La queue annelée des *Lemur catta* en est un exemple.

Parmi les gestes rituels, le rictus spécial des *Lemur* (bien net chez *L. catta*) est particulièrement intéressant. Il est fréquent, lors des émissions d'odeur, et a été interprété par Andrew (1963) comme une mimique de rejet correspondant primitivement à un aliment repoussant et adapté secondairement à diverses situations plus abstraites et sociales, par exemple dans des attitudes de soumission devant un individu dominant.

— Les signaux tactiles sont nombreux et bien qu'ils en aient aussi la signification, ne sont généralement pas interprétés comme des communications. Ils comprennent de nombreux attouchements à rôle calmant ou socialisant, comme le *grooming* réciproque par léchage et grattage des poils avec le peigne dentaire, ou à signification agressive comme les gifles, les griffures, les morsures ou l'arrachage des poils. Le *grooming* a un rôle très important chez la plupart des espèces « sociales ». Il est cependant aussi très fréquent chez les *Cheirogaleidae* qui, bien que d'apparence solitaire, se rassemblent souvent dans des abris dortoirs.

Chez la plupart des espèces, dont les *Cheirogaleidae*, de nombreux contacts existent chez les jeunes qui jouent souvent entre eux ou avec les adultes. Certaines espèces, comme les *Varecia variegata* et les *Indri indri* semblent par contre ne consacrer qu'une faible activité au *grooming* et aux jeux.

— L'interprétation de tous ces signaux auditifs, olfactifs, visuels et tactiles est dans certains cas très difficile et nos progrès dans ce domaine sont en partie liés aux études réalisées pour comprendre la structure des groupes sociaux, des plus primitifs aux plus évolués.

Les études poussées sur *Microcebus murinus* (Martin 1972) et *Lepilemur* (Petter 1962; Charles Dominique et Hladik 1971) ont permis de constater que ces animaux à l'image de la plupart des *Galagidae* africains (Charles Dominique 1971) avaient un type de relations sociales assez primitif et comparable : les domaines vitaux occupés par plusieurs femelles seraient compris dans le domaine vital d'un mâle, tandis que d'autres mâles, jeunes ou subadultes, vivraient en périphérie.

Les contacts sociaux des adultes sont ainsi limités à des relations périodiques — mâles-femelles — dans le domaine de celles-ci. Chez les *Microcebus murinus* et *rufus* les rassemblements de femelles observés dans des trous, signalés par Petter-Rousseaux (1962) et Martin (1972) compliquent cependant un peu ce schéma.

Il est probable qu'une structure sociale du même type existe chez *Microcebus coquereli* et existait chez *Daubentonia* avant que cet animal ne soit aussi raréfié qu'il l'est actuellement. Une structure sociale de type intermédiaire, avec une liaison plus étroite entre un mâle et une femelle, semble exister chez *Phaner*.

Source : MNHN, Paris

L'évolution de ce système social a probablement conduit aux types sociaux des autres espèces. *Lemuridae* et *Indriidae* ont, en effet, des tendances nettement grégaires (c'est-à-dire qu'on ne les observe qu'exceptionnellement isolés).

Le passage à la vie crépusculaire ou diurne tel qu'il apparaît chez *Hapalemur griseus* ou *Lemur mongoz* entraîne certainement la nécessité d'une vie sociale plus complexe, au moins pour une meilleure efficacité de l'alerte contre les prédateurs. Il apparaît ainsi une cohésion dans le groupe et un individu est périodiquement en contact avec les autres.

Chez *Hapalemur griseus*, les contacts sociaux au sein du groupe sont devenus permanents et sont principalement sonores à cause de la faible luminosité et la densité végétale du milieu où ils vivent. Chez les *Lemur* et surtout les *Lemur catta*, ils deviendront à la fois sonores et visuels, les marques compliquées, colorées et contrastées du pelage permettant, comme le remarque Jolly (1966), une interprétation permanente de tous les mouvements.

Les *Varecia* vivent en petits groupes familiaux, comprenant schématiquement le père, la mère et un ou deux enfants. Il semble qu'il en soit de même pour les *Lemur mongoz* qui paraissent être les *Lemur* les plus primitifs, les *Hapalemur griseus* et les *Indriidae*. Pour tous ces animaux cependant, des observations répétées ont montré l'existence de groupes plus importants, sans qu'il soit possible de savoir avec précision s'il s'agissait de la jonction de plusieurs groupes ou de l'évolution d'un groupe familial sans scission. Il semble, en fait, qu'il existe une certaine plasticité dans le comportement social des animaux, leur agressivité étant variable suivant la saison ou les conditions du milieu. Il est malheureusement très difficile de savoir si les dernières observations de terrain ne montrent pas en partie l'effet de la dégradation du milieu sur le comportement social. Cette dégradation est d'ailleurs particulièrement sensible dans tout le Sud et s'étend rapidement maintenant à la majeure partie du pays. Chez les *Indriidae*, les groupes supérieurs à cinq individus ne sont peut-être dus qu'à des conditions anormales que nous ne pouvons pas toujours déceler et liées à la dégradation insensible de leur habitat.

Il semble, d'après des observations répétées sur des *Hapalemur griseus* et des *Lemur mongoz* en élevage, que la limitation des groupes, du moins chez ces espèces, soit liée à l'agressivité des femelles adultes qui, semble-t-il, comme chez toutes les espèces, dominent toujours les mâles du groupe et chassent les jeunes, mâles ou femelles, dès qu'ils atteignent la maturité sexuelle, l'agressivité des mâles adultes étant elle-même surtout dirigée vers l'extérieur. Ce serait ainsi la diminution d'agressivité des femelles qui permettrait la formation de groupes plus importants par adjonction progressive des jeunes.

Chez les *Lemur macaco* et *fulvus*, des groupes importants comprenant plusieurs mâles et femelles adultes sont la règle, mais là aussi les grands rassemblements observés dans certaines zones dégradées sont peut-être le reflet des modifications du milieu.

Certains caractères sociaux plus accusés avec manifestations de dominance et établissement d'une hiérarchie et la périphérisation des mâles (Jolly 1966), se sont probablement développés chez les *Lemur catta* en relation avec leur tendance à fréquenter le milieu terrestre avec ses dangers.

Source : MNHN, Paris

Cette structure sociale complexe et durable des Lémurs les plus évolués pose cependant un certain nombre de problèmes et l'on peut se demander par quel mécanisme se réalise une telle cohésion sociale, alors que la tendance primitive chez les Lémurs les plus primitifs semble s'y opposer. A vrai dire, on ne sait pas pourquoi les femelles deviennent plus tolérantes dans les groupes évolués.

La sexualité n'est pas, chez les Lémurs, un facteur de cohésion sociale puisqu'elle ne se manifeste que pendant une période extrêmement brève (PETTER 1962). On ne peut donc probablement pas considérer, comme le pensait ZUCKERMAN (1932) que chez les autres Primates elle représente la force de cohésion sociale principale. Au contraire, comme l'ont montré JOLLY (1966) et RICHARD (1974), les comportements développés durant la période sexuelle aboutissent, chez les Lémurs et les Propithèques, à la destruction temporaire des liens sociaux dans les groupes.

Les liaisons sociales entre parents et enfants sont très étroites durant la longue période pendant laquelle le jeune est porté par sa mère (un jeune *Lemur fulvus* de 6 mois peut encore venir s'enrouler autour du ventre de sa mère lorsqu'il est effrayé) ou suit ses parents. Par la suite, les nombreuses phases de repos rassemblent étroitement les corps des animaux. Comme le fait remarquer JOLLY (1966), la synchronisation des naissances permet en outre aux jeunes d'un même groupe d'évoluer aussi en étroite relation et de jouer ensemble pendant plusieurs mois.

Très tôt, les individus d'un groupe sont l'objet de multiples communications auditives, olfactives, visuelles et tactiles. Le lien social très étroit qui relie au début la mère et l'enfant est ensuite assuré entre le mâle puis les autres individus et l'enfant, enfin entre le groupe et l'enfant, le groupe et le subadulte. Certains signaux auditifs de l'adulte ne sont d'ailleurs qu'une transformation des émissions du tout jeune animal (ANDREW 1964). La cohésion semble donc liée essentiellement à une action positive et presque permanente de l'ensemble de la communauté. L'isolement se traduit chez le jeune, le subadulte ou même l'adulte par une impression de manque qui se manifeste par des cris d'appel particuliers et un comportement de recherche intense. L'isolement d'un animal depuis la naissance (travail non encore publié) et sa privation de tout contact social aboutit d'ailleurs à un individu tout à fait anormal.

L'imprégnation sociale envers les autres individus est donc très forte. Elle peut l'être aussi envers un humain dans le cas d'un animal apprivoisé très jeune. Cette imprégnation semble indélébile pour les femelles qui restent en général très attachées à la personne qui les a élevées. Elle est plus labile chez les mâles qui, au moment de la puberté, deviennent souvent systématiquement agressifs envers ce qui est extérieur au groupe.

Dans toutes ses manifestations sociales, les Lémurs se rapprochent beaucoup des Simiens sociaux. Leur mémoire et leur « intelligence » paraissent presque aussi vives, ce que confirment les expériences de *learning set* réalisées avec eux (COOPER 1975 et comm. pers.).

— *Lemuridae* et *Indriidae* ont, comme nous l'avons vu, de nombreuses glandes de marquage. Comme les formes plus primitives, mais d'une façon plus complète, ils utilisent des signaux olfactifs, visuels ou auditifs pour jalonner leur « domaine vital » ou signaler ses limites et leur présence. Il semble que chez presque toutes ces espèces on puisse assimiler le « domaine vital » ou une partie de ce domaine à un véritable « territoire ». Des observations prolongées ont en effet montré, en

Source : MNHN, Paris

plus des marquages variés, des affrontements entre les groupes et des poursuites en bordure des « domaines vitaux » (PETTER 1962; JOLLY 1966; RICHARD 1974). Ce comportement est, en fait, dépendant de la densité des populations.

Pour des raisons parfois encore inexplicables, la concentration des animaux est variable suivant les habitats et certaines espèces, comme *Lemur rubriventer*, semblent toujours assez rares. Certaines formes de *Lemur fulvus* ou de *Propithecus diadema* ont dans l'Est une population si peu dense qu'il ne semble pas qu'on puisse même parler de comportement « territorial » à leur sujet. Au contraire, c'est peut-être la surpopulation locale des *Lemur macaco* dans la région d'Ambaja, due au parasitisme des cultures de cacao, de café et de bananes, qui provoque la formation de super-groupes avec des manifestations « territoriales » exagérées. D'une façon générale, les populations sont plus denses dans l'Ouest et le Sud, régions probablement plus favorables au point de vue climatique et les territoires peuvent être de taille étonnamment réduite par rapport à celle des territoires des autres espèces de Primates (HLADIK 1975).

Dans une même forêt, il existe généralement plusieurs espèces de Lémuriens (7 à 9 vivent dans une même région). Les « domaines vitaux » ou « territoires » de plusieurs de ces espèces se superposent et elles ont souvent, pendant la bonne saison, une alimentation en partie comparable. Ce sont les mauvaises conditions qui doivent surtout agir comme facteurs limitants et révéler les différentes niches écologiques et surtout les tolérances spécifiques à des régimes plus spécialisés, car, bien qu'une certaine agressivité des *Lemur* vis-à-vis des espèces nocturnes (surtout les Lepilemur) nous ait souvent été signalée par des bûcherons, les différentes espèces se font concurrence sans généralement se manifester d'hostilité.

Depuis que l'on a défini la notion de « territoire », plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer son rôle. Deux d'entre elles semblent bien s'appliquer au cas des Lémuriens : le « territoire » serait un moyen efficace de protection contre les prédateurs; il augmenterait, en outre, les chances de survie d'une espèce en permettant le fractionnement des ressources et en évitant une trop forte compétition. Ce serait, en quelque sorte, un mécanisme de prévision.

Il apparaît, en effet, nettement que la connaissance parfaite d'un territoire permet une fuite rapide : un groupe de Propithèques que l'on dérange en forêt semble parfaitement connaître le chemin qu'il choisit pour fuir, les animaux sautant souvent les uns derrière les autres dans un arbre plutôt que dans un autre, quand le passage de celui-là à un troisième est plus facile et ainsi de suite. Nous avons fait des observations semblables chez les *Lemur*, les *Indri* et même les *Phaner*. Dans le « territoire », il existe ainsi de véritables routes privilégiées que les animaux connaissent et un animal éloigné de son « territoire » est toujours plus facile à capturer.

Se rattachant à cette notion de protection, on a souvent insisté, en outre, sur le regain de vitalité dû à l'existence du « territoire », un animal étant plus combatif quand il est dans les limites de son « territoire » qu'en dehors. Ce facteur psychologique nous semble aussi d'une assez grande importance chez les Lémuriens, dont il est facile de comparer l'assurance en dehors ou en dedans des limites de leur « territoire ».

L'importance du « territoire » comme réserve minimum de nourriture semble aussi très évidente. CROOK (1976) a remarqué au cours de ses observations sur le *Gelada* que durant la période sèche, lorsque la compétition était forte, la taille des

Source : MNHN, Paris

groupes diminuait alors qu'au contraire les petites unités se rassemblaient en période humide quand il y avait abondance alimentaire. La diminution de compétition par la formation de petites unités serait surtout favorable aux individus les plus faibles ou aux femelles avec leurs jeunes qui seraient autrement les premiers éliminés.

Chez les Lémuriens, la formation de petits groupes vivant chacun dans leur « territoire » est donc certainement un facteur d'économie et permet, au total, à plus d'animaux de franchir les périodes de pénurie alimentaire.

Dans la réserve naturelle intégrale de l'Ankarafantsika où les animaux étaient encore, il y a quelques années, bien protégés, chaque groupe de Propithèques avait un « territoire » à peu près superposé au « domaine vital » et de grandeur inversement proportionnelle à la richesse végétale apparente de la forêt qu'il contenait, certains groupes possèdant un large « territoire » de forêt dégradée, d'autres un « territoire » restreint de forêt presque intacte (Petter 1962). Au mois d'août, ces animaux paraissent très maigres. A cette période de l'hiver, la forêt est pauvre en fruits et les feuilles ne contiennent que peu de substance assimilable et il est probable que la diminution de la richesse alimentaire du milieu soit à ce moment un facteur de limitation de population. Les études de Jolly (1966), Richard (1974) et Sussman (1974) montrent des exemples comparables.

Comme nous l'avons vu, ce facteur limitant n'a cependant toute son importance que quand les animaux ont réussi, au cours de l'évolution, à se soustraire plus ou moins à l'action de la prédation et l'existence d'un « territoire » est probablement moins nécessaire pour l'avenir des espèces dans les zones où la prédation est assez efficace. Ainsi, les *Avahi*, qui sont les *Indriidae* nocturnes de plus petite taille, sont, dans beaucoup d'endroits, nettement moins abondants que les Propithèques. Ils ont le même type de locomotion, mais leur taille les rend certainement vulnérables à un plus grand nombre de prédateurs.

En tenant compte de ces faits, on pourrait considérer que l'instinct de défendre un « territoire » a pu apparaître ainsi chez certaines espèces au cours de l'évolution, par suite du manque d'efficacité de la prédation ou parce qu'elles avaient réussi à s'y soustraire; développant ainsi leurs populations jusqu'à la limite tolérée par la richesse alimentaire du milieu, la possession d'un territoire leur permettait, malgré une faible natalité, d'atteindre et surtout de conserver une concentration de population très importante.

La défense du « territoire » contre les voisins de même espèce, envahisseurs éventuels, se fait d'ailleurs, chez les Lémuriens, avec le minimum de perte d'énergie, le « marquage » olfactif et les cris remplaçant le plus souvent les batailles en signalant la présence des « propriétaires ».

L'existence de « territoires » semble cependant avoir aussi une influence sur l'évolution des espèces elles-mêmes, en augmentant les croisements consanguins (les couples de jeunes se faisant au sein même du groupe ou à partir de groupes voisins).

Ces croisements consanguins sont très apparents par leurs conséquences dans les groupes eux-mêmes, où l'on remarque la persistance d'une génération à l'autre de certains caractères de ressemblances. Des marques sur le nez, l'extension plus ou moins grande de la calotte noire, des signes de mélanisation en extension au sein de certains groupes de Propithèques, prouvant leur origine familiale, ont été signalés

Source : MNHN, Paris

par JOLLY (1966). Une grande variabilité a aussi été remarquée dans les groupes de ces animaux dans le Sud (Bervala) (JOLLY 1966) et dans l'Ouest (Bongolava) (PETTER 1969).

Ces croisements consanguins favorisant la conservation des mutations doivent aboutir à des isolats de populations distincts les uns des autres avec formation de sous-espèces, si aucun événement ne leur permet de se rencontrer et de mélanger à nouveau leurs stocks de gènes. De tels isolats, stabilisés par des barrières naturelles, sont probablement à l'origine des différentes sous-espèces de Propithèques. Il en est peut-être de même pour certains Lémurs, mais, comme nous le verrons, un autre phénomène est aussi intervenu dans ce cas en isolant les formes au niveau de la formule chromosique elle-même.

Les dernières études de terrain (PETTER 1962, 1970, 1971) (JOLLY 1966, 1972) (SUSSMAN 1974) (RICHARD 1974) ont permis de mettre en évidence de nombreuses interactions sociales au sein des groupes, mais aussi entre groupes différents : le comportement des mâles Propithèques et *Lemur catta* (JOLLY 1966; RICHARD 1974) qui, au moment de la période de reproduction, peuvent quitter momentanément ou définitivement leurs groupes et modifier leur position hiérarchique, normalement stable durant le reste de l'année, est probablement un élément de régulation qui rompt partiellement l'isolement génétique, mais son importance est difficile àé valuer car les mélanges de gènes se font quand même toujours entre voisins.

ÉVOLUTION CHROMOSOMIQUE DES LÉMURIENS

(*a*) *Généralités.* — L'étude cytogénétique des différents types de Lémuriens nous permet de dégager quelques conclusions générales dont certaines soulèvent cependant des questions qu'il est difficile de résoudre. D'une façon schématique, l'évolution chromosomique d'un groupe peut se produire de la façon suivante :

Des individus arrivent dans un territoire nouveau inoccupé ou peu peuplé. S'ils trouvent des conditions écologiques variées mais favorables à leur survie, ils s'y multiplient. Cet envahissement est généralement suivi d'une explosion de formes qui vont occuper les différentes niches écologiques vacantes.

Les différents types d'animaux ainsi constitués vont ensuite évoluer dans leur milieu et s'y spécialiser. Cette deuxième phase s'accompagne souvent d'une réduction du nombre des chromosomes tendant ainsi à augmenter les groupes de gènes liés, comme cela a été observé par différents auteurs pour d'autres espèces animales. Dans la réduction du nombre de chromosomes, les remaniements chromosomiques correspondant aux fusions centriques tiennent une place de choix. Cette hypothèse paraissant plus probable chez les Lémuriens que celle d'une évolution par fission centrique, nous l'avons retenue comme hypothèse de travail. La survenue d'autres remaniements chromosomiques tels que les inversions péricentriques constitue une barrière génétique à l'intérieur d'un groupe.

Cette barrière chromosomique entraîne une différenciation morphologique des espèces ainsi constituées en empêchant le flux génique de se produire entre les deux populations.

Dans certains cas privilégiés, il est possible de suivre dans une série animale tous les intermédiaires entre le caryotype primitif et le caryotype évolué, la déter-

Source : MNHN, Paris

mination de la place relative des caryotypes intermédiaires pouvant se faire en fonction du nombre et de la forme de leurs chromosomes.

Certains chromosomes peuvent fusionner entre eux d'une manière préférentielle. Dans le caryotype humain, les chromosomes acrocentriques des groupes D et G portent des satellites sur l'extrémité proche du centromère. Dans la cellule interphasique, ces satellites contractent des rapports avec le nucléole, de sorte que les extrémités de ces chromosomes acrocentriques sont proches les unes des autres. Du fait de cette proximité, les translocations réciproques, et plus particulièrement les fusions centriques, sont les remaniements chromosomiques les plus fréquents. De telles éventualités sont également concevables chez les Lémuriens. On peut alors admettre la possibilité, pour une série robertsonienne présentant des ramifications, que les différents caryotypes situés à la fin de la chaîne évolutive ne soient pas passés par les mêmes stades intermédiaires. Tous les caryotypes possèdant en commun un même groupe de chromosomes médians ou submédians ne dérivent pas forcément d'un même caryotype plus primitif possèdant ces chromosomes. Les chromosomes médians ou submédians communs à deux caryotypes auront pu se produire par les mêmes fusions centriques, mais dans un ordre chronologique différent. On peut appeler ce phénomène, phénomène de convergence des remaniements chromosomiques.

Ainsi, dans l'évolution chromosomique d'un groupe zoologique, plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer une modification du caryotype. Dans le cas général, nous retiendrons celle qui fait appel au moins grand nombre de remaniements chromosomiques, sauf si elle est en contradiction avec les conclusions apportées par d'autres études.

(*b*) *Cas des Lémuriens.* — En utilisant les données cytogénétiques connues, nous pouvons concevoir l'évolution chromosomique des Lémuriens selon le mode schématisé sur la fig. 199. Les *Cheirogaleinae (Microcebus murinus*, *Microcebus coquereli*, *Cheirogaleus major)* ont un caryotype très primitif : tous les autosomes sont acrocentriques et le NF est égal à 66. Il est intéressant de remarquer que malgré des différences morphologiques importantes, ces animaux possèdent une même formule chromosomique après établissement des caryotypes avec les techniques ordinaires. Dans leur cas, l'évolution s'est réalisée sans remaniement chromosomique discernable avec les méthodes classiques. Ce groupe présente la formule la plus primitive de toutes celles des Lémuriens et il est tentant de la considérer comme étant à l'origine de toutes les autres. Il dériverait d'un caryotype encore plus primitif, uniquement constitué de chromosomes acrocentriques, par une inversion de son chromosome X (seul chromosome métacentrique). A partir de cette formule partirait un certain nombre de rameaux évolutifs en direction des caryotypes d'une série de groupes : celui des *Phanerinae*, des *Lemuridae*, des *Lepilemudiae*, des *Indriidae* et des *Daubentoniidae*.

Nous envisageons successivement ces différentes voies en relevant les éléments favorables ou contraires à cette hypothèse.

1) Sous-famille des *Phanerinae*.

Le caryotype de *Phaner furcifer*, unique représentant des *Phanerinae*, a un nombre fondamental NF égal à 62 qui diffère à la fois de celui des *Lemuridae* (NF = 64)

Source : MNHN, Paris

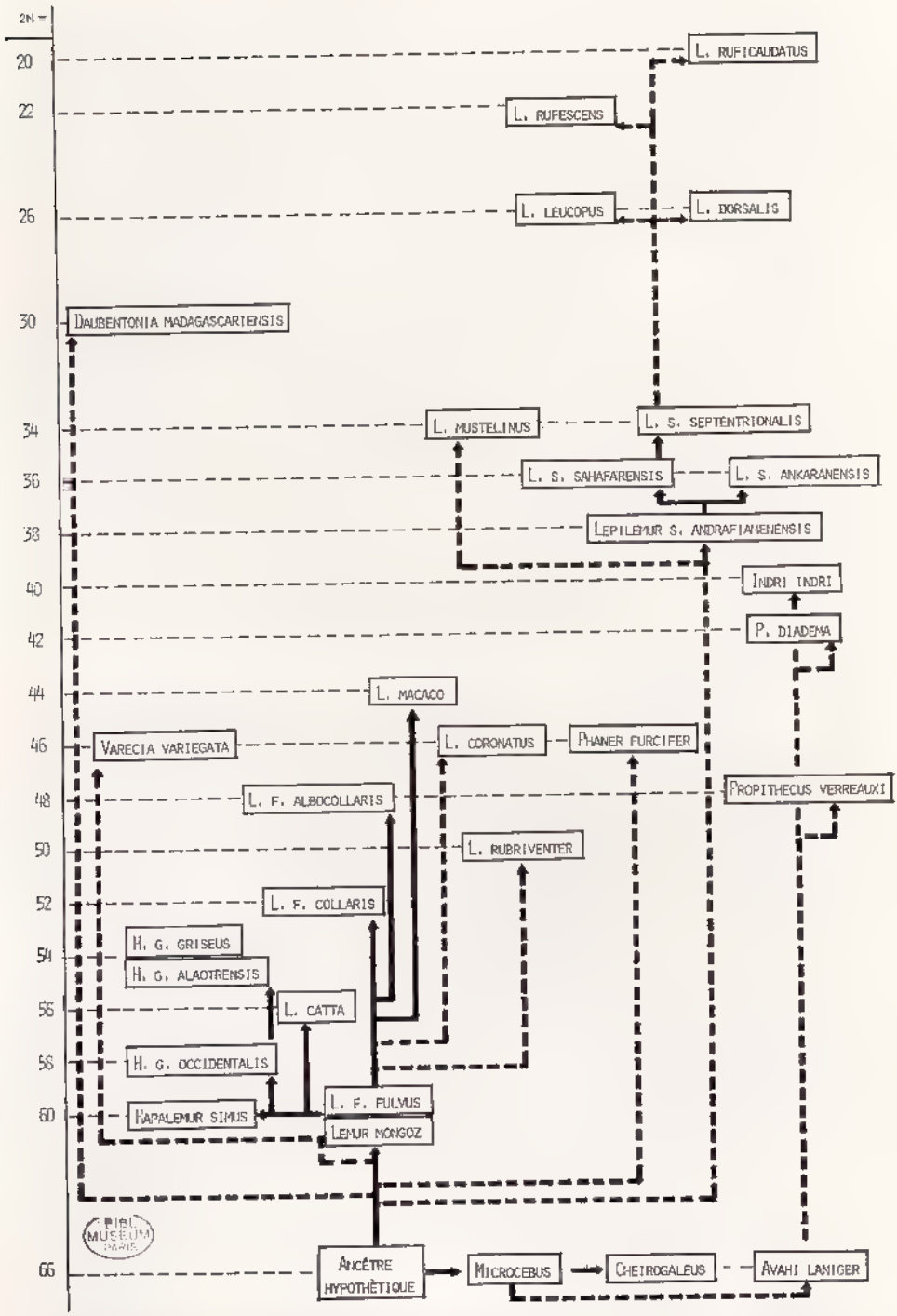


Fig. 199, évolution chromosomique des Lémuriens malgaches. Leur nombre chromosomique 2 N s'échelonne entre 20 et 66 chromosomes.

Source : MNHN, Paris

et de celui des *Cheirogaleinae* (NF = 66). Le caryotype de *Phaner*, examiné avec les techniques de coloration de Giemsa, ne montre pas d'analogie avec celui des *Lemuridae*. Deux translocations successives, au moins, ont dû se produire pour expliquer la diminution de son NF par rapport à celui des *Cheirogaleinae*.

2) Famille des *Lemuridae*.

(*a*) A l'origine de cette lignée devait se trouver un caryotype contenant uniquement des chromosomes acrocentriques d'où sont parties des voies évolutives plus ou moins ramifiées qui aboutissent aux caryotypes des espèces actuelles. Le caryotype le plus « primitif » existant encore contient 60 chromosomes dont seulement 2 paires de chromosomes submédians. Tous les autres sont acrocentriques y compris les chromosomes sexuels. Ce caryotype dérive du caryotype ancestral hypothétique par 2 ou 3 remaniements (une fusion centrique, une inversion péricentrique et la perte possible d'une paire de microchromosomes). Possèdent un tel caryotype : *L. mongoz* et la plupart des sous-espèces de *Lemur fulvus*. *Lemur mongoz* montre cependant une accumulation exceptionnelle de chromatine au niveau du chromosome Y. De cette formule ou d'un caryotype originel encore plus primitif ne contenant qu'un seul chromosome submédian, part une série de rameaux qui aboutissent aux caryotypes des autres *Lemur*, des *Hapalemur* et des *Varecia*.

(*b*) Dans l'évolution des caryotypes des *Lemur*, nous trouvons un tronc vertical d'où partent des rameaux latéraux. Dans le tronc principal, l'étape suivante est représentée par un caryotype à 52 chromosomes issu de celui à 2N = 60 par la fusion centrique de 4 paires de chromosomes acrocentriques. C'est la formule chromosomique du *L. f. collaris* à 2N = 52.

Après deux nouvelles fusions centriques, nous passons au caryotype à 2N = 48 d'une autre variété : *L. f. albocollaris*. Enfin, au bout de cette série se trouve le caryotype à 2N = 44 de *L. m. macaco*, dérivé du précédent par deux fusions centriques supplémentaires. Nous sommes en présence d'une série robertsonienne caractéristique puisque les caryotypes passent de 2N = 60 à 2N = 44 par fusion centrique, sans modification du NF. Des modifications secondaires de ces chromosomes par d'autres remaniements tels que des inversions péricentriques ne sont pas à exclure, bien qu'ils ne soient pas décelés par les techniques classiques. Nous avons représenté cette évolution principale en plaçant sur notre schéma la succession des caryotypes de *L. f. fulvus*, *L. f. collaris*, *L. f. albocollaris* et *L. m. macaco* sur des axes verticaux en traits pleins.

L'existence d'hybrides entre les animaux de cette lignée évolutive et l'étude de leur caryotype fournissent des arguments importants en faveur de cette théorie (voir le chapitre sur les *Lemur*).

De cette série évolutive principale partent les rameaux latéraux qui aboutissent aux caryotypes de *L. rubriventer*, *L. coronatus* et *L. catta*.

Lemur rubriventer a 50 chromosomes, soit 1 paire de moins que *L. f. albocollaris* Il n'en dérive cependant pas par la fusion d'une paire de chromosomes acrocentriques. L'embranchement se situe à un niveau plus bas car son caryotype ne contient qu'une partie des chromosomes médians et submédians de *L. f. albocollaris*.

— Le caryotype de *L. coronatus* contient 48 chromosomes dont 2 paires de chromosomes submédians identiques à ceux de *L. mongoz* et des *L. fulvus* à 2N = 60

Source : MNHN, Paris

et 6 paires de nouveaux chromosomes médians ou submédians. La diminution du nombre chromosomique provient de la fusion centrique de 12 autres paires de chromosomes acrocentriques.

— Le caryotype de *L. catta* diffère de celui à 2N = 60 par la survenue de deux fusions centriques et de deux inversions péricentriques au minimum. L'une des inversions intéresse le chromosome X, l'autre remanie le plus grand des chromosomes submédians existant déjà dans le caryotype à 2N = 60. C'est la raison pour laquelle la première paire de chromosomes, qui est identique par la taille et la forme chez tous les autres *Lemurinae*, a une forme différente chez *L. catta*.

Les caryotypes des *Hapalemur* dérivent de celui de *L. f. fulvus* à 2N = 60, dont ils contiennent les 2 paires de chromosomes submédians. Une première fusion centrique aboutit à la formation du caryotype d'*Hapalemur griseus occidentalis* à 2N = 58. Deux nouvelles fusions centriques aboutissent au caryotype d'*Hapalemur griseus griseus* (2N = 54). Quant à la première paire de chromosomes de grande taille, elle diffère de celle des *Lemur fulvus* par une inversion péricentrique. Le caryotype de *Hapalemur simus* (2N = 60) dériverait directement d'un caryotype à 2N = 60 par une inversion péricentrique de son chromosome X.

Lemur catta et *Hapalemur* présentent un grand nombre de caractères morphologiques spécifiques, pour lesquels on ne peut probablement pas faire intervenir des phénomènes de convergence. En particulier, seules ces deux espèces possèdent au niveau des membres antérieurs des organes de marquage très particulier : les glandes brachiales avec des « cellules interstitielles » à activité sécrétrice. Il semble donc que ces animaux aient eu un tronc commun qui n'a divergé que plus tardivement. Nous avons représenté cette relation sur notre schéma par un point de départ commun des caryotypes de *L. catta* et des *Hapalemur*.

(*c*) *Varecia variegata* a un caryotype contenant 46 chromosomes dont 20 chromosomes médians ou submédians. En ne tenant compte que de son caryotype, il était possible, grâce aux méthodes cytologiques classiques, de faire dériver sa formule par deux fusions centriques et une inversion péricentrique de son chromosome X d'une formule à 2N = 50, située avant celle du *L. f. albocollaris*. Mais le schéma de l'évolution chromosomique que nous avions tracé jusqu'ici était en accord avec les autres données morphologiques et en particulier crâniologique. La dérivation latérale de *Varecia variegata* à un niveau aussi élevé de phylum chromosomique est en contradiction avec les conclusions fournies par les autres données systématiques. *Varecia* possède en effet toute une série de caractères primitifs qui en font, par bien des points, un animal très différent des autres Lémuriens. Ceci laisse supposer un isolement plus précoce de cet animal dans les *Lemurinae*. On sait que certains chromosomes peuvent fusionner préférentiellement et il est possible que les fusions centriques qui ont abouti chez *Varecia* aux mêmes chromosomes que ceux qui existent chez *L. f. albocollaris* se soient produites dans un ordre chronologique différent dans les deux espèces. D'autre part, d'autres remaniements chromosomiques non discernables par les techniques cytologiques classiques ont pu intervenir sur les chromosomes médiocentriques. La formule chromosomique de *Varecia* ne dériverait donc pas d'une formule située sur la lignée de *L. m. macaco* mais d'un caryotype plus primitif. L'éventualité de l'évolution parallèle du caryotype de *Varecia variegata* à celui de *L. m. macaco* par suite d'une convergence de fusions chromosomiques a été représentée sur notre schéma par des traits discontinus.

Source : MNHN, Paris

3) Famille des *Lepilemuridae*.

Les *Lepilemur* forment un groupe morphologiquement très distinct du reste des autres Lémuriens. Leur nombre fondamental est compris entre 38 et 46, tandis que les nombres diploïdes varient entre 20 et 38. La parenté des formules est attestée par l'existence constante d'une paire de chromosomes porteurs de satellites dont la taille et la forme varient suivant les espèces.

Parmi les caryotypes des *Lepilemur*, il est possible de distinguer des formules plus évoluées avec un plus grand nombre de chromosomes médians ou submédians Les caryotypes les plus primitifs sont ceux des *Lepilemur septentrionalis* et des *Lepilemur mustelinus*.

L'évolution cytogénétique de ce groupe est beaucoup plus complexe que celle des *Lemuridae*. A côté des fusions centriques, d'autres mécanismes, tels que des translocations ou des inversions péricentriques sont fréquents. L'évolution par fusion centrique modifie seulement le nombre et la forme des chromosomes sans modifier le Nombre Fondamental. Les inversions péricentriques augmentent ce nombre et les translocations avec perte du centromère le diminuent. L'évolution de ce groupe sera caractérisé par des changements fréquents du Nombre Fondamental.

Le caryotype le plus primitif actuellement visible, avec 2N = 38 et NF = 40, appartient au *Lepilemur s. andrafiamenensis*. Il ne comprend qu'une seule paire de chromosomes submédians tous les autres autosomes sont acrocentriques. La fusion centrique des chromosomes acrocentriques des 7e et 13e paires aboutit à la formation du caryotype 2N = 36 de *Lepilemur s. ankaranensis*, qui comprend une grande paire de chromosomes submédians de plus. L'existence d'hybrides naturels à 2N = 37 atteste le bien-fondé de cette conception. En effet, chez les hybrides 2N = 37, nous trouvons un seul chromosome acrocentrique des 7e et 13e paires et un seul chromosome de la grande paire submédiocentrique supplémentaire.

La fusion centrique de deux autres chromosomes acrocentriques, appartenant probablement à la 8e et à la 16e paires, donne un autre caryotype à 2N = 36, appartenant à *Lepilemur s. sahafarensis*. La fusion centrique des mêmes paires chromosomiques que celles qui ont donné la grande paire de chromosomes submédians de *L. s. andrafiamenensis*, aboutit à la formation du caryotype à 2N = 34 de *L. s. septentrionalis*. La survenue d'hybrides féconds entre *L. s. sahafarensis* et *L. s. septentrionalis* démontre l'exactitude de cette hypothèse.

4) Famille des *Indriidae*.

Cette famille comprend trois genres : *Avahi*, *Propithecus* et *Indri*. Leur étude cytogénétique, par les techniques classiques, a permis de tracer un schéma évolutif assez simple mais encore provisoire de leurs chromosomes.

Le caryotype d'*Avahi laniger* (2N = 66, NF = 66) (fig. 200) est le plus primitif. Le NF d'*Avahi laniger* est le même que celui des *Cheirogaleinae*. En se basant sur les caryotypes obtenus par coloration au Giemsa, on peut avancer que le caryotype d'*Avahi laniger* dérive de celui des *Cheirogaleinae*. A partir de ce caryotype primitif à 2N = 66 se sont formés ceux de *Propithecus* et d'*Indri*.

(*a*) Celui des *Propithecus verreauxi* (2N = 48, NF = 76) comprend 14 paires de chromosomes médiocentriques et submédians. Ces chromosomes médians et

Source : MNHN, Paris

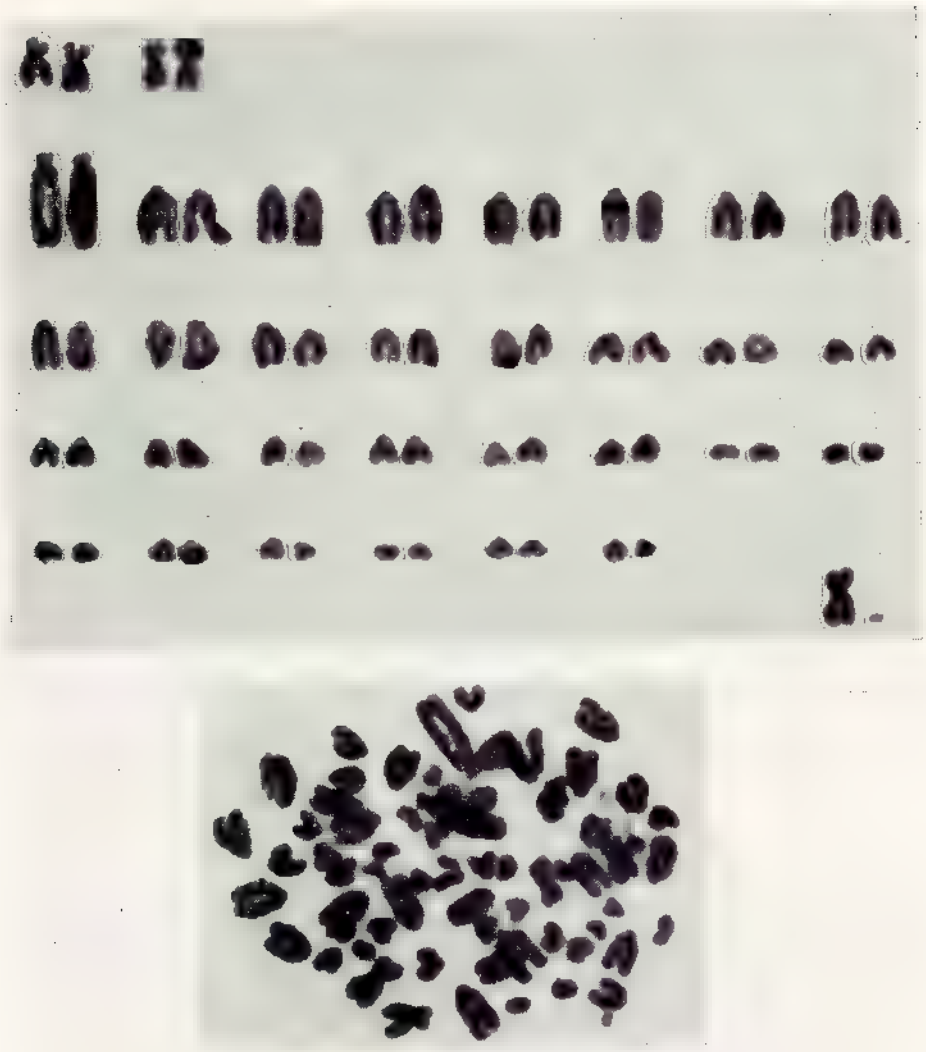


Fig. 200, chromosomes d'*Avahi laniger*.

submédians se sont formés d'une part par fusion centrique, comme l'atteste la diminution du nombre diploïde de 2N = 66 à 2N = 48, d'autre part par inversion péricentrique comme l'atteste l'augmentation du NF de *Propithecus verreauxi*, par rapport à *Avahi*.

(*b*) Le caryotype de *Propithecus diadema* (2N = 42, NF = 74) comprend 16 paires de chromosomes médiocentriques et submédians et seulement quatre paires de chromosomes acrocentriques. Il diffère de la formule d'*Avahi laniger* par suite de la survenue de fusions centriques qui ont diminué le nombre diploïde de 2N = 66 à 2N = 42, et par suite d'inversions péricentriques qui ont augmenté le Nombre Fondamental de NF = 66 à NF = 74.

Source : MNHN, Paris

(*c*) Le caryotype d'*Indri* (2N = 40, NF = 70) est le plus évolué. Il comprend 16 paires de chromosomes médiocentriques et seulement 4 paires de chromosomes acrocentriques. Il dérive de la lignée évolutive des Propithèques à un niveau un peu plus bas que *Propithecus diadema*. Entre le caryotype d'*Indri* et celui d'*Avahi laniger*, il y a également eu des fusions centriques qui ont fait passer le nombre diploïde de 2N = 66 à 2N = 40 et des inversions péricentriques qui ont augmenté le NF de 66 à 70. Des inversions péricentriques ont pu survenir sur des chromosomes médians et submédians et modifier leur aspect sans changer le Nombre Fondamental ni le nombre diploïde, expliquant les différences morphologiques déjà décelées par les techniques classiques entre les caryotypes d'*Indri* et ceux de *Propithecus*. En particulier, la 3e paire de chromosomes d'*Indri* semble résulter d'un tel remaniement. Dans ce groupe, comme pour les *Lemuridae*, les fusions centriques et les inversions péricentriques ont joué un rôle important, mais les inversions péricentriques ont eu une part plus importante que chez les *Lemuridae*.

5) Famille des *Daubentoniidae*.

Le caryotype de *Daubentonia* (2N = 30, NF = 54) est un caryotype très évolué, caractérisé par l'accumulation d'un grand nombre de chromosomes médians ou submédians. Il comprend 6 paires de chromosomes médiocentriques, 6 paires de chromosomes submédians et 2 paires de chromosomes acrocentriques. Le passage d'une formule primitive semblable à celle des *Cheirogaleinae*, au caryotype du *Daubentonia* est possible, mais cette évolution aura nécessité des remaniements chromosomiques complexes. Les particularités de ce caryotype sous-entendent que la divergence chromosomique s'est produite très tôt dans l'évolution.

Évolution écologique

(*a*) *Généralités*. — On ne peut parler de l'évolution d'un type de Lémurien sans envisager l'interaction des autres et même sans tenir compte de toutes les conditions du milieu qui ont pu agir à un moment ou l'autre. C'est dire l'impossibilité de discuter pour le moment d'une façon valable d'un sujet aussi vaste.

Il nous manque des éléments importants pour connaître le passé de Madagascar, malgré les importants travaux de Lamberton (1929, 1934, 1952, 1956) et des paléontologistes modernes. Des fouilles nouvelles axées plus particulièrement sur la recherche des petites formes seraient très souhaitables et toutes les recherches paléontologiques et même archéologiques peuvent aider à une meilleure compréhension de ce problème.

Il nous manque aussi beaucoup d'éléments pour mieux connaître le stock de Lémuriens encore actuellement vivant. Une sorte de lutte de vitesse est maintenant engagée pour que les recherches sur le terrain, aidées par quelques efforts de conservation, permettent de recueillir le maximum de renseignements possible sur l'écologie et l'éthologie de ces animaux dans les conditions naturelles.

Les études générales sur la faune et la flore malgaches ainsi que des études globales sur la productivité des milieux nous fourniront aussi dans l'avenir des éléments indispensables pour mieux raisonner.

Source : MNHN, Paris

En tenant compte de toutes ces critiques préliminaires, notre position doit donc être très modeste et nous ne pouvons exprimer qu'une vue très provisoire sur l'origine et l'évolution possible d'un groupe comme celui des Lémuriens malgaches.

(*b*) *Origine des Lémuriens.* — L'origine des Lémuriens malgaches actuels pose un problème passionnant. L'histoire d'un groupe animal peut parfois s'éclairer grâce à des recherches paléontologiques. Pour les Lémuriens malgaches, la paléontologie n'a fait au début qu'élargir le problème. Si l'on trouve, en effet, une grande variété de types parmi les Lémuriens actuels, les fouilles nous ont montré qu'il y a quelques milliers d'années cette variété était encore beaucoup plus considérable. Des gisements récents nous ont livré de nombreux restes d'animaux disparus en bon état de conservation mêlés à ceux des Lémuriens actuels.

Aucune information ne nous est encore donnée par la paléontologie sur l'origine de ces subfossiles et deux hypothèses restent envisageables suivant que l'on considère Madagascar comme une « Arche de Noé » conservant jusqu'à notre époque des Lémuriens archaïques, appartenant au stock qui peuplait l'Europe et l'Amérique à l'Éocène ou bien comme un centre de radiation évolutive très actif.

Il semble qu'en fait Madagascar ait eu ces deux qualités, mais à quel degré? Il est certain que grâce à un isolement précoce de l'Ile du reste de l'Afrique, il y a eu conservation de nombreux types qui auraient autrement été éliminés par une compétition à l'échelle africaine; mais y a-t-il eu à l'origine de la radiation évolutive une souche unique ou plusieurs souches issues du stock de l'Éocène? Ces souches ont-elles peuplé l'Afrique et trouvé refuge à Madagascar?

En considérant l'étendue relativement faible de l'Ile et la variété des formes de Lémuriens qui y ont vécu, différents auteurs ont voulu leur chercher plusieurs souches originelles (Tattersall 1973).

On a pour cela l'embarras du choix. De nombreux types, probablement bien adaptés aux forêts, ont existé à l'Éocène dans diverses parties du monde. Certains de ces premiers Lémuriens rappellent les formes actuelles. C'est ainsi, par exemple, que les *Notharctidae* américains évoquent un peu les *Lepilemur* par leur allure générale et que les différents types de *Plesiadapidae* trouvés en France dans le gisement de Cernay, peuvent rappeler les *Daubentonia* par leurs caractères dentaires.

Des différences anatomiques existent entre ces types anciens et modernes, mais les millions d'années qui les séparent peuvent permettre d'expliquer bien des modifications.

On n'a cependant jamais trouvé d'intermédiaires entre ces formes anciennes et modernes et c'est là un point très important. Les nombreux types très variés de Lémuriens de l'Éocène s'éteignent, en effet, à la fin de cette période, il y a une cinquantaine de millions d'années, et aucune trace de survie, même de certains de leurs rameaux, n'a pu être retrouvée dans les terrains plus récents jusqu'aux riches gisements quaternaires de Madagascar.

A l'exception de petites formes que l'on peut rattacher aux Lorisiformes actuels ou considérer comme des intermédiaires entre Lorisiformes et *Cheirogaleinae*, les recherches paléontologiques en Afrique n'ont permis de trouver aucune forme de Lémuriens parmi les nombreux Primates fossiles.

Source : MNHN, Paris

Il existe donc un hiatus important d'une cinquantaine de millions d'années entre le foisonnement des Lémuriens de l'Éocène et leur expansion subactuelle à Madagascar et des processus de gigantisme *(Megadalapis)* comme des évolutions convergentes *(Daubentonia* avec *Dactylopsila)* peuvent expliquer les ressemblances. Tant que les paléontologistes n'auront pas trouvé de fossiles permettant d'imaginer une succession entre les faunes éocènes et subactuelles, il nous faudra nous refuser à accepter l'hypothèse d'une filiation entre les rameaux évolués de l'Éocène et la faune malgache actuelle.

— L'hypothèse d'une souche unique ou presque a moins de défenseurs car, à première vue, en considérant la grande variété des Lémuriens vivant ou ayant vécu à Madagascar, elle paraît improbable. Il n'existe d'ailleurs pas que des Lémuriens à Madagascar et il a bien fallu à l'origine qu'au moins un type de Carnivore, de Rongeur, d'Insectivore... s'y fixe, et l'on peut dans ce cas se demander pourquoi limiter à une seule forme le nombre des envahisseurs.

Les Carnivores sont les mieux étudiés parmi les Mammifères actuels. Malgré la grande dissemblance de certains de leurs représentants, ils semblent bien, comme le montrent de récents travaux (Albignac 1973; G. Petter 1975), provenir tous d'une seule et même souche (mis à part *Viverricula*, d'importation récente). Pourquoi n'en serait-il pas de même pour les Lémuriens? On peut imaginer que la faune mammalienne africaine de la fin du Tertiaire, formée de types très primitifs, était encore assez pauvre et il est intéressant de rechercher, en considérant les formes subfossiles connues et les formes actuelles, comment l'hypothèse d'un précurseur unique peut être défendue.

Parmi le stock de Lémuriens actuellement à Madagascar, certains types se montrent beaucoup plus résistants en face de la destruction de leur milieu. Ce sont surtout de petites espèces nocturnes, comme celles appartenant au groupe des *Cheirogaleinae*. Parmi elles, *Microcebus murinus* est un type assez peu spécialisé et qui sera probablement le dernier à disparaître devant la pression humaine. Une forme assez voisine, *Galago demidovii*, qui, par son aspect extérieur et son écologie, lui ressemble beaucoup (Petter-Rousseaux 1962; Martin et Charles Dominique 1971) existe dans les forêts africaines.

On peut considérer qu'un animal de cette taille et ayant gardé des caractères primitifs a survécu à la grande hécatombe oligocène. Il était peut-être déjà plus ou moins à l'origine de la radiation éocène et il est peut-être à celle des petits *Galagidae* et *Lorisidae* africains et asiatiques. Le développement du groupe des Simiens, qui a probablement triomphé partout où il était représenté dans la compétition pour la vie diurne avec les types de Prosimiens, n'a pas pu différencier un compétiteur nocturne à lui opposer, ni en Afrique, ni en Asie. Le seul singe nocturne, *Aotes trivirgatus*, s'est différencié dans des forêts de l'Amérique du Sud où il n'y avait probablement pas de Lémuriens.

En considérant la réussite de ces petites espèces de Lémuriens nocturnes, on peut donc se demander si l'une de ces petites formes pourrait être à l'origine de toutes les formes actuelles et subactuelles. La faible taille de tels envahisseurs cadre assez bien avec la théorie de peuplement par « radeaux flottants », imaginée par Matthew (1939). Les radeaux auraient filtré sélectivement les petits animaux susceptibles de survivre pendant de longs jours au milieu d'un fouillis de troncs entrelacés, se nourrissant de petits fruits et d'Insectes, ou survivant en léthargie.

Source : MNHN, Paris

En admettant même l'arrivée tardive de tels radeaux, on peut facilement imaginer qu'à cause de la difficulté de la survie « à bord » les Singes y ont été systématiquement éliminés.

Les recherches cytogénétiques récentes ne contredisent pas cette hypothèse. La formule chromosomique de ces premiers envahisseurs devait être très proche de celle des *Cheirogaleinae* avec un grand nombre de chromosomes acrocentriques. *Galago demidovii* (Fischer 1808) le plus petit Lémurien africain, a un caryotype étudié par De Boer (1973), qui dérive par deux fusions centriques et l'apparition d'une constriction secondaire d'un caryotype des *Cheirogaleinae* et peut très bien être le représentant d'une branche évolutive africaine de cet ancêtre commun.

(*c*) *Radiation évolutive.* — Il paraît assez facile d'imaginer, à la suite d'apports successifs, l'implantation solide d'un tel animal de petite taille dans les forêts malgaches. C'est ce type primitif qui, par radiation évolutive, s'adaptant aux niches écologiques vides, aurait donné en quelques millions d'années, la grande abondance des formes qui ont vécu dans l'île. Les Singes n'ayant pas été admis, aucun compétiteur ne s'opposait à leur réussite totale.

Une floraison de formes aussi variées, développées si vite dans une zone géographique si limitée, peut nous étonner. Nous n'avons, en fait, aucune idée de la vitesse de l'évolution des espèces. Pourquoi n'aurait-elle pas une certaine rapidité quand il y a abondance d'aliments et de milieux différents s'offrant sans résistance pour favoriser la survie de beaucoup de mutations qui, ailleurs, n'auraient été que des infirmités.

L'élimination a probablement été assez rapide pour certaines formes intermédiaires entre les types subfossiles et aussi entre les types actuels comme par exemple celles situées sur la lignée de *Daubentonia*. C'est ce qui explique la rareté ou le manque de documents permettant dans certains cas d'établir une filiation.

En l'absence de ces documents, on ne peut faire que des schémas hypothétiques en sachant que malgré une certaine ligne directrice servant à leur élaboration, ils reposent, comme nous l'avons déjà fait remarquer, sur des arguments très faibles. Nous en présenterons un, soutenu par des arguments écologiques et morpho-anatomiques en pensant qu'il peut servir comme base de discussion, sachant que les études cytogénétiques ne le contredisent pas.

Dans ce schéma, aucun argument anatomique tranché ne s'y opposant, nous laissons ouverte la possibilité d'une évolution de certains groupes à partir de formes de l'Éocène.

Pour essayer d'envisager les conditions de cette évolution il faut imaginer qu'à partir du type primitif, différentes formes se sont adaptées le mieux possible aux conditions de leur milieu (la forêt tropicale climax) et ont tendu vers une concentration maximum de population.

Les adaptations se sont réalisées peu à peu et ont été sélectionnées du fait de la concurrence pour diversifier le plus possible les caractères, car il est probable qu'une certaine pression de concurrence, même si elle était très limitée, a néanmoins existé très tôt entre les espèces en formation.

Dans ces conditions écologiques relativement très stables, deux facteurs ont pu jouer un rôle très important pour orienter l'expansion relative des différents types d'animaux : les possibilités d'exploitation de la nourriture offerte par la forêt

Source : MNHN, Paris

et la résistance à la prédation. Ce dernier facteur est le plus dynamique, la puissance de cette prédation au moins mammalienne évoluant depuis le primitif *Fossa fossana* en relation étroite avec le développement de nouvelles proies.

On peut donc essayer de considérer ces deux facteurs : recherche de la nourriture (ou sur un plan plus large : métabolisme) et prédation, comme le moteur d'une sélection rapide du groupe des Lémuriens malgaches (au sein duquel des mutations nombreuses apparaissent normalement par dérive génétique).

Un tel schéma est forcément simpliste, car des caractères très divers peuvent se montrer favorables dans certaines situations. On ne peut les imaginer tous, de même qu'on ne peut dénombrer qu'imparfaitement les caractères d'une niche écologique.

On peut donc admettre que la forme primitive était un précurseur de *Microcebus* (nocturne et en partie insectivore). Ce type peu différencié a pu donner naissance à d'autres types nocturnes et à tendances plus ou moins insectivores qui, malgré sa présence, ont bien réussi, en s'adaptant plus ou moins étroitement à des conditions spéciales. Leurs habitudes nocturnes et leur petite taille les mettant à l'abri d'une prédation trop forte surtout de la part des Oiseaux leur ont permis de franchir le temps et de durer jusqu'à maintenant dans une certaine stabilité, les conditions initiales de leur adaptation n'ayant pas varié dans le milieu forestier, riche en Insectes, où ils vivaient.

Les petites formes à très large dispersion, comme *Microcebus murinus* et *M. rufus*, peuvent être fortement soumises à la prédation ailée si elles se trouvent en milieu découvert. C'est probablement pourquoi on trouve ces animaux en peuplement beaucoup plus abondant dans les sous-bois où la végétation de lianes et de buissons enchevêtrés est dense. Ils y sont mieux protégés et peuvent se faufiler au milieu des fines brindilles où ils sont pratiquement à l'abri de toute prédation.

Les autres espèces de *Cheirogaleinae* et les *Phaner* sont moins capables de se protéger et forment par leur taille une proie plus intéressante pour certains prédateurs. Ils ont par contre une force plus grande et peuvent résister avec plus d'efficacité même s'ils sont surpris en milieu découvert. Certains, cependant, comme *Microcebus coquereli*, doivent peut-être leur distribution restreinte à une vulnérabilité plus grande.

Il est intéressant de remarquer que toutes ces petites formes sont strictement nocturnes. A cause de leur taille, elles ne pourraient pas survivre à la prédation diurne qui est plus efficace que la prédation nocturne. L'adaptation de la couleur de leur pelage, au substrat où elles évoluent, est en outre probablement une condition indispensable à cette survie (Pariente 1974).

Dans cette compétition, *Phaner* a, comme nous l'avons vu, développé des particularités alimentaires très originales, accompagnées de modifications anatomiques spéciales, en devenant en partie suceur de nectar, de sève ou de diverses sécrétions. Sa formule génétique s'est différenciée en même temps que son anatomie.

Parmi les *Cheirogaleidae*, nous pouvons aussi mettre à part le type *Cheirogaleus* qui, tout en restant assez primitif, nocturne et de petite taille, s'est spécialisé pour un régime nettement plus frugivore et, se mettant en dehors de la compétition active pour les Insectes et acquérant probablement ainsi un avantage sur le plan de l'économie métabolique. Des adaptations physiologiques originales (caractères

Source : MNHN, Paris

de la thermo-régulation, accumulation de réserves...) existant déjà sous forme d'ébauche chez *Microcebus murinus*, se sont développées, permettant à ces animaux de subsister malgré les fluctuations des sources alimentaires nécessaires à leur régime frugivore et d'envahir ainsi tous les milieux.

La cytogénétique actuelle ne nous apporte malheureusement que peu d'éléments sur les *Cheirogaleinae*. En effet, *Microcebus* et *Cheirogaleus* ont apparemment la même formule chromosomique bien qu'ils présentent de très nombreuses différences morphologiques, anatomiques, physiologiques et comportementales.

Il se pourrait que la réussite des types *Microcebus* et *Cheirogaleus* soit à l'origine de toutes les autres formes, mais les intermédiaires restent à trouver. Cette réussite a certainement fait se développer une prédation plus importante : à partir d'un ancêtre probablement assez proche de *Fossa fossana*, espèce encore primitive et nocturne, voisine des premiers *Viverridae* africains, se sont différenciés les premiers *Galidia*, *Mungotictis* et *Galidictis* (Albignac 1971). Cette prédation peut être à l'origine d'une évolution rapide vers d'autres types de Lémuriens mieux armés pour se défendre ou de taille supérieure qui, à son tour, a entraîné l'évolution des Carnivores vers des formes de tailles de plus en plus grandes et qui ont conduit aux *Cryptoprocta ferox* et même à des formes actuellement subfossiles.

Depuis un point quelconque, difficile à préciser, de la lignée évolutive, s'est probablement différencié le type *Lepilemur*. La cytogénétique ne nous permet pas de préciser ce niveau. Les particularités de la formule génétique de l'ensemble des *Lepilemur* suggèrent qu'elles sont le résultat d'une évolution complexe dans la mesure où on admet qu'elle dérive de la formule génétique des *Cheirogaleinae*. Ce serait même le seul Lémurien pour lequel la cytogénétique pourrait fournir un argument à une théorie polyphylétique des Lémuriens malgaches. Ces animaux ont vraisemblablement « découvert » un régime nouveau en consommant plus de feuilles. La cytogénétique nous montre que l'évolution des *Lepilemur* n'est pas terminée, mais ne s'exprime que par de petits caractères peu visibles et probablement peu soumis à la sélection (la couleur de leur pelage est très voisine). Ceci explique la présence dans une même forêt de deux ou trois types d'animaux à formules chromosomiques différentes *(L. septentrionalis)*.

D'une façon générale, la possibilité, chez certaines espèces, de différencier un pelage à coloration bien visible, montre probablement qu'elles ont atteint une limite de taille ou acquis des moyens de protection qui les mettent à l'abri d'une prédation efficace. Comme l'a bien démontré Valverde (1964) sur la faune d'Europe, il faut qu'un prédateur ait à sa disposition, pour bien survivre, des proies d'une taille suffisante et ne nécessitant pour leur capture qu'une dépense d'énergie limitée, en tout cas inférieure à l'énergie qu'elles peuvent fournir; un Microcèbe, par exemple, est probablement trop petit et, trop difficile à capturer pour être la proie habituelle d'un prédateur moyen. Les *Lepilemur*, comme les *Avahi* et les *Hapalemur*, représentent probablement au contraire des proies idéales. Leur taille est juste en dessous de la taille limite qui autoriserait une différenciation chromatique. Ces trois types d'animaux ont en effet un pelage dont la couleur se confond avec celle de leur milieu (les deux premiers sont strictement nocturnes).

Deux caractères importants sont probablement liés comme nous l'avons vu à la réussite du type *Lepilemur* : la possibilité de nicher dans des trous d'arbres qui les met en partie à l'abri de la prédation diurne, tout en leur assurant une meilleure

Source : MNHN, Paris

isolation thermique pendant leur sommeil, et leur locomotion par sauts de troncs en troncs. Les *Avahi*, qui ont une taille voisine, sont les seuls *Indriidae* nocturnes et les seuls présentant un pelage aux couleurs à peu près homochromes.

L'apparition des *Lemuridae*, moins spécialisés au point de vue alimentaire bien que végétariens, marque un progrès. *Hapalemur*, le plus petit des *Lemuridae* est en quelque sorte avec *Lemur mongoz* (lui-même le plus petit des *Lemur* et de mœurs nocturnes) un type intermédiaire.

Du fait de leur taille, les *Hapalemur* ont dû développer, pour résister aux prédateurs ailés ou arboricoles, des traits comportementaux très originaux. Ils fréquentent, en outre, souvent un biotope marécageux ou lacustre, d'accès difficile aux petits prédateurs terrestres. Au cours de la journée, ils se cachent à l'abri du feuillage. S'ils sont poursuivis, ils peuvent se laisser choir sur le sol où ils se dissimulent, immobiles.

Leur reproduction présente, elle aussi, des particularités que l'on peut considérer en partie comme le résultat d'une sélection par la prédation : durée de gestation longue et maturité plus grande du jeune à la naissance, comportement particulièrement agressif de la femelle après la mise bas, type particulier de transport du jeune dans les premiers jours, comportement du jeune qui est capable très tôt de se cacher efficacement, types de contacts mère-jeune particulièrement discrets, etc.

Ce sont, en outre, les premiers Lémuriens dans l'échelle des tailles croissantes à présenter une vie sociale complexe. Cette apparition d'une vie sociale complexe pouvant être interprétée comme une adaptation à la prédation ayant permis une assez brillante réussite à une espèce très exposée par sa taille, est intéressante à souligner.

Il est probable comme nous l'avons vu plus haut que les caractères sociaux des *Lemur* ne sont que l'épanouissement de ceux qui ont été sélectionnés avec vigueur chez les *Hapalemur*. Il n'est pas étonnant de remarquer leur maximum d'élaboration chez les *Lemur catta* qui, malgré leur taille plus grande, s'exposent cependant en devenant diurnes et surtout en s'adaptant en partie au milieu terrestre à de plus grands dangers que les autres Lémurs.

Les *Lemur*, atteignant une taille supérieure à la taille critique de la prédation peuvent accéder à une vie crépusculaire ou même en partie diurne. Les adultes n'ont presque plus à subir actuellement que l'action de *Cryptoprocta ferox*.

Le plus grand des *Lemurinae* : *Varecia*, avait probablement atteint une grande taille avant que les *Lemur* actuels ne se soient différenciés. La cytogénétique permet de lui trouver une origine antérieure. Ceci cadre parfaitement avec l'originalité de certains de ses caractères anatomiques et éco-éthologiques qui le rapprochent des *Cheirogaleinae*. Cette espèce de grande taille a pu elle aussi développer des teintes de pelage très voyantes, rares chez les Mammifères.

Daubentonia madagascariensis, lui-même très isolé, s'est certainement différencié lui aussi très tôt sur la lignée évolutive des Lémuriens. A part son extrême spécialisation on peut, comme nous l'avons vu, comparer certains traits de son comportement à ceux des *Microcebus*. Il est d'ailleurs intéressant de remarquer que bien que les différences qui séparent sa formule génétique de celle de *Microcebus* soient assez importantes, la réduction du nombre des chromosomes s'est réalisée selon

Source : MNHN, Paris

un processus assez simple puisqu'il s'agit essentiellement de fusions centriques, les remaniements complexes étant relativement peu importants. Cet argument n'est pas en faveur d'une théorie polyphylétique. Il est intéressant de le signaler, car la spécialisation morphologique de *Daubentonia* a souvent été jugée comme un argument pour cette théorie.

Les plus évolués et les plus grands des Lémuriens, les *Indriidae*, sont tous des animaux purement végétariens et comme les *Lepilemur* adaptés à un régime en grande partie foliivore. Ils peuvent même consommer du feuillage très sec et survivre dans des zones où les *Lemur* ne peuvent exister.

Comme les *Lemur*, les *Propithecus* et les *Indri* adultes n'ont du fait de leur grande taille presque plus à craindre que les *Cryptoprocta ferox*. Ils ont même ajouté à cet avantage la possibilité de fuir par bonds successifs sur les grosses branches horizontales ou de troncs en troncs, méthode très efficace qui ne laisse pas de trace et permet de distancer rapidement un prédateur arboricole lorsqu'il est repéré. Cette possibilité d'échapper à la prédation est probablement aussi en relation avec l'apparition d'une coloration plus visible du pelage, elle-même liée comme nous l'avons vu à une meilleure adaptation métabolique.

Quelle que soit la taille des adultes, les jeunes *Propithecus* comme les jeunes *Lemur* restent cependant toujours vulnérables; de nombreuses adaptations comportementales le montrent nettement.

Comme nous l'avons dit plus haut, les types vivants actuellement ne forment pas l'ensemble de la radiation évolutive. Nous ne pouvons malheureusement deviner les formules chromosomiques des Lémuriens sub-fossiles et nous n'avons que des hypothèses sur leur type d'alimentation. Bien que ces déductions soient purement conjecturales, on peut cependant imaginer le rôle qu'a eu la prédation sur leur évolution.

Entre un type voisin de *Microcebus murinus* dont le crâne mesure moins de 3 cm, et le *Megaladapsis edwardsi* au crâne long de plus de 30 cm, de très nombreux intermédiaires sont nécessaires.

Le type *Megaladapsis*, à certains points de vue assez proche des *Lemur* et des *Varecia*, est probablement situé sur la même ligne évolutive. Il échappe par sa taille aux prédateurs normaux mais son évolution coïncide probablement avec le développement des prédateurs de plus grande taille, tels que les *Cryptoprocta* géants qui s'éteindront probablement avec lui et la plupart des autres Lémuriens géants lors de l'arrivée de l'Homme. Ces Carnivores géants étaient probablement très fragiles au point de vue écologique; l'absence d'Ongulés à Madagascar les laissait en effet surtout dépendants de quelques types seulement de proies de grande taille, tels que les Lémuriens géants et les Ratites.

L'expansion des *Megaladapis* peut certainement être considérée comme une grande réussite. Descendant des arbres tout en gardant l'habitude de s'agripper à la base des troncs ils ont probablement commencé à conquérir le milieu terrestre et ont acquis à cette occasion des spécialisations assez poussées.

Le gigantisme s'est aussi développé chez les *Indriidae*, amenant la différenciation de sortes de *Propithecus* de grande taille pouvant elles aussi, sans trop de crainte des prédateurs, se lancer à la conquête du milieu terrestre en passant peut-être

Source : MNHN, Paris

par des formes se déplaçant par brachiation. Les adaptations alimentaires nouvelles qui ont pu alors se développer, ont entraîné chez les *Archaeolemurinae* un processus de céphalisation qui, bien qu'on en ait probablement exagéré l'importance, était pourtant très net.

Dans ce domaine, qui recouvre presque entièrement la paléontologie, il est difficile de s'aventurer si ce n'est que pour souhaiter la reprise des fouilles paléontologiques, qui, malgré d'impressionnantes découvertes, sont, à notre avis, loin d'avoir épuisé les richesses que garde encore cachées la terre malgache.

Le souvenir de ces bêtes géantes : le « Homba » « au corps allongé » et qui, comme l'expliquent les vieilles légendes, « marche avec les mains retournées, trompant ainsi les gens qui veulent le suivre à la trace » (ce qui correspond bien à l'orientation de la main d'un Lémurien grimpeur quand il est posé sur le sol), la vision de ces petits hommes : « Kotokely » ou « Kalanoro », « au corps velu, au cri bien reconnaissable et aux ongles tranchants, qui vivent dans des grottes », sont restés étrangement vivaces dans la mémoire des bûcherons de certaines régions reculées. Notre propre expérience à propos du Aye-Aye nous montre que Madagascar est encore un pays bien mystérieux et difficile à connaître, où des menaces superstitieuses empêchent la transmission de certains secrets.

Il est pénible actuellement de se déplacer dans les régions les plus reculées et certains animaux même assez communs sont parfois difficiles à observer (les Potamochères, pourtant très abondants partout, en sont un exemple). Il faut des observateurs vigilants, discrets, si possible solitaires et suffisamment motivés pour affronter les difficultés liées à la grande forêt et faire régulièrement des observations entre minuit et 5 h du matin. Sans se laisser prendre aux pièges fascinants de la poésie malgache où le mystérieux se mêle souvent au terrifiant, il ne faut pas oublier que les subfossiles étaient des animaux encore bien vivants il y a peu de temps et que dans certaines zones des grandes forêts, dont les conditions demeurent encore presque inchangées, des êtres, probablement peureux et discrets, trouvent peut-être encore un asile difficile à violer.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

AFFOLTER, M. (1938) — Les organes cutanés brachiaux mâles d'*Hapalemur griseus* (*Bull. Acad. malgache*, 20 : 77-100).

ALBIGNAC, R. (1969) — Naissance et élevage en captivité de jeunes *Cryptoprocta ferox*, Viverridés malgaches (*Mammalia*, 33 : 93-97).

— (1969) — Élevage d'un jeune Propithèque, Lémurien folivore de Madagascar (*Mammalia*, 33 : 341-343).

— (1969) — Notes éthologiques sur quelques Carnivores malgaches : Le *Galidia elegans* I. Geoffroy (*La Terre et la Vie*, 2 : 202-215).

— (1970) — Mammifères et Oiseaux du Massif du Tsaratanana (Madagascar Nord) (*Mém. ORSTOM*, 37 : 223-229).

ALBIGNAC, R. et RIBOT, J.-J. (1969) — Mortalité, natalité et pathologie des animaux du Parc zoologique de Tsimbazaza (Centre ORSTOM de Tananarive) de 1964 à 1967 (*Bull. Madag.*, n° 280-281 : 1-16).

ALBIGNAC, R., RUMPLER, Y. et PETTER, J.-J. (1971) — L'hybridation des Lémuriens de Madagascar (*Mammalia*, 35 : 358-368).

ALDRICH-BLAKE, F.P.G. (1970) — Problems of social structure in forest monkeys, *in* CROOK, J.H. ed. : « Social behaviour in birds and mammals ». New York : 79-101.

ALFIERI, R., PARIENTE, G.F. et SAE P. (1974) — Dynamic electroretinography in monochromatic lights and fluorescence electroretinography in Lemurs. XII. *Inter. Soc. Clin.* ERG Symp.

ALLEN, G.M. (1949) — A checklist of African mammals. Cambridge (Mass.) *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 83 : 763 p.

ALVERSON (1969) — Evolution of primate vocal auditory communication system (*Amer. Anthrop.*, 71 : 93).

ANDREW, R.J. (1962) — Evolution of Intelligence and vocal Mimicking (*Science*, 137 ; 585-589).

— (1962) — The Situations that evoke vocalization in Primates (*Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 102 : 296-315).

— (1963) — Evolution of facial expression. (Many human expression can be traced back to reflex responses of primitive Primates and Insectivores) (*Science*, 142 : 1034-1041).

— (1963) — The origin and evolution of the call and facial expressions of the Primates (*Behaviour*, 20 : 1-109).

— (1964) — The displays of the Primates, *in* « Evolutionary and genetic biology of Primates », J. BUETTNER-JANUSCH, vol. 2 : 227-309.

ANDREW, R.J. et KLOPMAN, R.B. (1972) — Urine washing : comparative notes, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN, G.A. DOYLE and A.C. WALKER : 293-302.

ANDRIAMAMPANDRY, M. et RUMPLER Y. (1972) — Etude hématologique de quelques Lémuriens malgaches (*Bull. Acad. malgache*, 49/2, (1971) : 145-147).

ANDRIAMAMPIANINA, J. et PEYRIERAS, A. (1970) — Les réserves naturelles intégrales de Madagascar. Conférence Madagascar, 7-11 oct. 1970. Publications U.I.C.N. : 103-123.

ANDRIAMIANDRA, A. et RUMPLER, Y. (1968) — Rôle de la testostérone sur le déterminisme des glandes brachiales et antébrachiales chez le *Lemur catta* (*C.R. Soc. Biol.*, 162 : 1651-1655).

ANDRIANTSIFERANA, R. et RAHANDRAHA, T. (1973) — Influence de quelques facteurs intrinsèques (espèce, âge, gestation et lactation) sur la consommation alimentaire de *Microcebus murinus murinus* et *Microcebus murinus rufus* (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 277. D : 1893-1896).

— (1973) — Contribution à l'étude de la biologie de *Microcebus murinus* élevé en captivité (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 277, D : 1787-1790).

Source : MNHN, Paris

— (1973) — Variation saisonnière du choix alimentaire spontané chez *Microcebus murinus* (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 277, D : 2025-2028).

— (1973) — Variation saisonnière de la température centrale du Microcèbe (*Microcebus murinus*) (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 277, D : 2215-2218).

— (1974) — Effet du séjour au froid sur le Microcèbe (*Microcebus murinus*) (Miller 1777) (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 278, D : 3099-3102).

Andriantsiferana, R., Rarijaona, Y. et Randrianaivo, A. (1974) — Observations sur la reproduction du Microcèbe (*Microcebus murinus*, Miller 1777) en captivité à Tananarive (*Mammalia*, 38 : 234-243).

A.T.P. (1977) — Travail d'équipe correspondant à une Action thématique programmée du Centre national de la Recherche scientifique (Paris). — Voir J.J. Petter (1977).

Barnicot, N.A. (1974) — The molecular and cytogenetic approaches to prosimian phylogeny *in* « Prosimian Biology », R.D. Martin : 849-856.

Barnicot, N.A. et Hewett-Emmett, D. (1974) — Electrophoretic studies on red cell and serum proteins of prosimians, in « Prosimian Biology », R.D. Martin *et al.* : 891-902.

Basilewsky, G. (1965) — Haltung und Zucht der Madagascar Makis in Gefangenschaft (*Freunde des Kölner Zoo*, Jg. 18, Heft 1 : 7-16).

Bates, B.C. (1970) — Territorial behavior in Primates : a review of recent field studies (*Primates*, 11 : 271-284).

Battistini, R. et Vérin, F. (1967) — Ecology changes in protohistoric Madagascar, *in* « Pleistocene Extinctions, the search for a cause », P.S. Martin and H.E. Wright : 407-424.

Bauchot, R. et Stephan, H. (1966) — Données nouvelles sur l'encéphalisation des Insectivores et des Prosimiens (*Mammalia*, 30 : 160-196).

— (1967) — Encéphales et moulages endocraniens de quelques Insectivores et Primates actuels. Colloques intern. du C.N.R.S., Paris, n° 163 : 175-186.

— (1969) — Encéphalisation et niveau évolutif chez les Simiens (*Mammalia*, 33 : 225-275).

Bauer, K. (1974) — Comparative analysis of protein determinants in primatological research, *in* « Prosimian Biology », R.D. Martin *et al.* : 915-936.

Bearder, S.K. et Doyle, G.A. (1974) — Ecology of bushbabies, *Galago senegalensis* and *Galago crassicaudatus*, with some notes on their behavior in the field, *in* « Prosimian Biology », R.D. Martin *et al.* : 109-130.

Bender, M.A. et Chu, E.H.Y. (1963) — The chromosomes of the Primates, *in* « Evolutionary and genetic biology of Primates », J. Buettner-Janusch, vol. 1 :

Bender, M.A. et Mettler, L.E. (1958) — Chromosomes studies of Primates (*Sciences*, 128 : 186-190).

Bennejeant, C. (1936) — Anomalies et variations dentaires chez les Primates. P. Vallier, Clermont-Ferrand.

— (1955) — Les dentures temporaires des Primates (*C. R. Ass. franc. Av. Sci.* : 492-494).

Bergeron, J.A. et Buettner-Janusch, J. (1970) — Hematology of Prosimian Primates : *Galago*, *Lemur* and *Propithecus* (*Folia Primat.*, 13 : 155-165).

— (1971) — Hematology of Prosimian Primates, II. A comparative study of Lemuriformes in captivity in Madagascar and North Carolina (*Folia Primat*, 13 : 306-313).

— (1974) — A Prosimian research colony, *in* « Prosimian Biology », R.D. Martin *et al.* : 201-212.

Berry, C. (1972) — Non-metrical variation in the prosimian skull, *in* « Prosimian Biology », R.D. Martin *et al.* : 641-654.

Bishop, A. (1962) — Control of the hand in lower Primates (*Mem. N.Y. Acad. Sc.*, 102 : 316-337).

— (1962) — Use of the hand in lower Primates. Doctoral dissertation (Yale University).

— (1964) — Use of hand in lower Primates, *in* « Evolutionary and genetic biology of Primates », J. Buettner-Janusch, vol. 2 :

Boer, L.E.M. de (1973) — Studies in the cytogenetics of Prosimians (*J. hum. Evol.* 2 : 271-278).

Source : MNHN, Paris

BOLWIG, N. 1959 — Observations and thoughts on the evolution of facial mimic (*Koedoe*, 2 : 60-69).

— (1962) — A comparative study of the behaviour of various Lemurs (*Mém. Inst. Scient. Madagascar*, (A) XIV, (1960) : 205-217.

BOURLIÈRE, F. et PETTER-ROUSSEAUX, A. (1953) — L'homéothermie imparfaite de certains Prosimiens (*C. R. Soc. Biol.*, CXLVII : 1594-1595).

BOURLIÈRE, F., PETTER, J.-J. et PETTER-ROUSSEAUX, A. (1956) — Variabilité de la température centrale chez les Lémuriens (*Mém. Inst. Scient. Madagascar*, (A) X : 303-304).

— (1956) — Le dimorphisme sexuel de la glande sous-angulo-maxillaire d'*Avahi laniger* (Gmelin) (*Mém. Inst. Scient. Madagascar*, (A) X : 299-302).

— (1961) — Regular breeding in captivity of the lesser mouse lemur *(Microcebus murinus)* (*Inter. Zoo Yearbook*, 3 : 24-25).

BOURLIÈRE, F. et PETTER-ROUSSEAUX, A. (1966) — Existence probable d'un rythme métabolique saisonnier chez les Cheirogaleinae (Lemuroidea) (*Folia Primat.*, 4 : 249-256).

BOURLIÈRE, F. (1974) — How to remain a Prosimian in a simian world, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* :

BRADSHAW *et al.* (1956) — *Lemur catta* amino acids in haemoglobins (*Arch. Biochem. Biophys.*, 109 : 571-578).

BUDNITZ, N. et DAINIS K. (1975) — *Lemur catta* : Ecology and behavior, *in* « Lemur Biology », I. TATTERSALL ed. : 219-237.

BUETTNER-JANUSCH, J. (1961) — A new look at the evolution of the Primates (*Trans. New York Acad. Sci.*, 24 : 23-29).

— (1967) — Hemoglobin and Primate evolution, *in* « Progress in Primatology », D. STAR, R. SCHNEIDER und H.J. KUHN : 357-361.

— (1973) — Physical Anthropology : A Perspective. John WILEY and Sons Inc., N.Y., London, Sydney, Toronto.

BUETTNER-JANUSCH, J. et ANDREW, R.J. (1962) — The use of the incisors by primates in grooming (*Amer. Journ. Phys. Anthrop.*, (new ser.) 20 : 127-129).

BUETTNER-JANUSCH, J. et BUETTNER-JANUSCH, V. (1963) — *Galago crassicaudatus* haemoglobin structure; doubtful validity of subspp. Haemoglobins of *Galago crassicaudatus* (*Nature*, 197 : 1018-1019).

— (1964) Haemoglobins of Primates, *in* « Evolutionary and genetic biology of Primates », J. BUETTNER-JANUSCH, vol. 2 : 75-90.

BUETTNER-JANUSCH, J., HAMILTON, A.E. et BERGERON, J.A. (1973) — Chromosomes of lemuriformes. I. A chromosome complement of *Lepilemur mustelinus* (I. Geoffroy, 1851) (*Am. J. Phys. Anthr.*, 39 : 1-6).

BUETTNER-JANUSCH, J., SWOMLEY, B.A. et CHU, E.H.Y. (1966) — Les nombres chromosomiques de certains Lémuriens de Madagascar et les problèmes de différenciation des espèces (*Cah. ORSTOM*, Ser. Biol., 2 : 3-12).

BUETTNER-JANUSCH, J., WASHINGTON, J.L. et BUETTNER-JANUSCH, G. (1971) — Hemoglobins of Lemuriformes (*Arch. Inst. Pasteur Madagascar*, 40 (1) : 127-136).

CARPENTER, C.R. (1934) — A field study of the behavior and social relations of Howling monkeys *(Alouatta palliata)* (*Comp. Psychol. Monogr.*, 10 (48) : 1-168).

— (1952) — Social behavior of non-human primates. Colloques intern. C.N.R.S., Paris, n° 34 : 227-245, 6 pls.

CARTMILL, M. (1970) — The orbits of arboreal mammals : a reassessment of the arboreal theory of Primate evolution. Ph. D. Thesis. Chicago.

— (1972) — Arboreal adaptations and the origin of the order Primates, *in* « Functional and evolutionary Biology of Primates », R. TUTTLE.

— (sous presse) — Pads and claws in arboreal locomotion, *in* : « Primate locomotion », JENKINS, F.A. Jr. N.Y. : 45-83.

— (1974) — *Daubentonia*, *Dactylopsila*, Woodpeckers and Klinorhynchy, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 655-672.

Source : MNHN, Paris

— (1975) — Primate evolution : were traits selected for arboreal locomotion or visually directed predation ? (*Science*, 187 : 456) (letter).

CASPERSON, T., ZECH, L. et JOHANSSON, C. (1970) — Analysis of human metaphase chromosomic set by aid of D.N.A. binding fluorescent agents (*Exp. Cell. Res.*, 62 : 490-492).

CHABAUD, A.G., BRYGOO, E. et PETTER, A. (1965) — Les Nématodes parasites de Lémuriens malgaches. VI — Description de six espèces nouvelles et conclusions générales (*Ann. Parasit. hum. comp.*, 40 : 181-214).

CHANDLER, C.F. (1975) — Development and Function of Marking and Sexual Behavior in the Malagasy Prosimian Primate, *Lemur fulvus* (*Primates*, 16 (1) : 35-47).

CHAPUIS, C. (1971) — Un exemple de l'influence du milieu sur les émissions vocales des Oiseaux : l'évolution des chants en forêt équatoriale (*La Terre et la Vie*, 2 : 183-217).

CHARLES DOMINIQUE, P. (1974) — Ecology and behaviour of five sympatric lorisids in Gabon, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* :

CHARLES DOMINIQUE, P. et MARTIN, R.D. (1970) — Evolution of Lorises and Lemurs (*Nature*, 227 : 257-260).

CHARLES DOMINIQUE, P. et HLADIK, C.M. (1971) — Le Lépilémur du Sud de Madagascar. Ecologie. Alimentation et vie sociale (*La Terre et la Vie*, : 3-36).

CHIARELLI, A.B. (1961) — Cité par M.A. BENDER et E.H.Y. CHU, 1963, The chromosomes of the Primates, *in* « Evolutionary and genetic biology of Primates », J. BUETTNER-JANUSCH, vol. 1 :

— (1961) Some chromosome numbers in Primates, Manilal Chrom-Newsl, 6 : 3-5.

— (1972) — New data in prosimian chromosomes (*J. Hum. Evol.* 1 : 61-63).

— (1972) — The chromosomes of Prosimiae, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 871-880.

CHRISTIAN, J.J. (1955) — Effect of population size on the adrenal glands and reproductive organs of male mice in populations of fixed size (*Amer. J. Physiol.*, 182 : 291-300).

CHU, E.H.Y. et BENDER, M.A. (1961) — Chromosomes cytology and evolution in Primates (*Sciences*, 133 : 1399-1405).

— (1962) — Cytogenetics and evolution of Primates (*Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 102 : 253-266).

CHU, E.H.Y. et GILES, N.H. (1957) — A study of primate chromosome complements (*Amer. Nat.*, 91 : 273-282).

CHU, E.H.Y. et SWOMLEY, B.A. (1961) — Chromosomes of lemurine lemurs (*Sciences*, 133 : 1925-1926).

CONLEY, J. (1975) — Comparative study of behavioral repertoire of *Lemur variegatus* (*Amer. J. Phys. Anthrop.*, 42 : 295) (Abstract only).

— (1975) — Notes on the activity pattern of *Lemur fulvus* (*J. Mammal.*, 56 : 712-715).

COOK, C.N. et HEWETT-EMMETT, D. (1972) — The uses of protein sequence data in systematics, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN et *al.* : 937-958.

COOPER, H. (1974) — Learning set in *Lemur macaco*, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 293-302.

COSS, R. (1972) — Eye-like schemata : their effect on behaviour. Ph. D. Thesis. University of Reading.

CROOK, J.H. et GARTLAN, J.H. (1966) — Evolution of primates societies (*Nature*, 210 : 1200-2003).

CROOK, J.H. et ALDRICH-BLAKE, P. (1968) — Ecological and behavioural contrasts between sympatric ground-dwelling primates in Ethiopia (*Folia Primat.*, 8 : 192-227).

CROOK, J.H. (1970) — The socio-ecology of Primates *in* : « Social behaviour in birds and mammals », J.H. CROOK : 79-101.

DECARY, R. (1950) — La faune malgache, 263 p. Payot, Paris.

DENHAM, W.W. (1971) — Energy relations and some basic properties of primate social organization (*Amer. Anthrop.*, 73 : 77-95).

Source : MNHN, Paris

DETWILLER, S.R. (1924) — Studies on the retina. Observations on rods of mammals (*J. Comp. Neurol.*, 37 : 481-489).

— (1939) — Comparative studies upon the eyes of nocturnal lemuroids monkeys and man (*Anat. Rec.*, 74 : 129-145).

— (1940) — Comparative anatomical studies of the eye with special reference to the photoreceptors (*J. Optical. Soc. Amer.*, 30 : 42-50).

DE VALOIS, J.E. et JACOBS, G.H. (1971) — Vision, *in* « Behaviour of non human Primates », A. SCHRIER et F. STOLLNITZ, vol. 3 : 107-158.

DOOLITTLE, R.F. (1974) — Prosimian biology and protein evolution, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 959-970.

DOYLE, G.A. (1974) — The behaviour of lesser Bushbaby (*Galago senegalensis moholi*), *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 213-232.

DOYLE, G.A. et MARTIN, R.D. (1974) — The study of Prosimian behaviour, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 4-14.

DOYLE, G.A. (1975) — Behaviour of Prosimians, *in* « Behaviour of nonhuman Primates », Am. SCHRIER and F. STOLLNITZ, vol. 5.

DUTRILLAUX, B. (1972) — Nouveau système de marquage chromosomique. Les bandes T (*Chromosoma*, 41 : 395).

DUTRILLAUX, B. et LEJEUNE, J. (1971) — Sur une nouvelle technique d'analyse du caryotype humain (*C. R. Acad. Sci.*, Paris, 272 : 2638-2640).

EAGLEN, R. (1975) — Vocal behaviour of Lemurinae (*Amer. J. Phys. Anthrop.*, 42 : 299) (Abstract only).

ECKHARDT, R.B. (1972) — A chromosome arm number index and its applications to the phylogeny and classification of Lemurs (*Am. J. Phys. Anthrop.*, 31 : 85-88).

EGOZCUE, J. (1967) — Chromosome variability in the Lemuridae (*Amer. J. Phys. Anthrop.*, 26 : 341-348).

— (1971) — A possible case of centric fission in a Primate (*Experientia*, 27 : 969-970).

— (1972) — The chromosomes of lemurs (*Folia Primat.*, 17 : 171-176).

— (1972) — Chromosomal evolution in Prosimians, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 857-864.

ELLIS, R.A. et MONTAGNA, W. (1963) — The sweat glands of the Lorisidae, in « Evolutionary and genetic biology of Primates », J. BUETTNER-JANUSCH, vol. 1 : 179-195.

ELLIOTT-SMITH, G. (1903) — On the morphology of the brain in the Mammalia, with special reference to that of the Lemurs recent and extinct (*Trans. Linn. Soc. Lond.*, 8 : 319-432).

EVANS R.G. et GOY, R.W. (1968) — Social behaviour and reproductive cycles in captivity ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) (*J. Zool. Lond.*, 156 : 181-197).

EVERY, R.G. (1974) — Thegosis in Prosimians, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 579-620.

FAIN, A. (1972) — Notes sur un nouveau Psoroptidé parasite du Aye-Aye (*Acarologia*, 13 : 539).

FAY, R.R. (1974) — Auditory frequency discrimination in Vertebrates (*J. Acoust. Soc. Amer.*, 56 : 206-209).

FEE, A.F. Mac et BANNER, M.W. (1969) — Inheritance of chromosome number in pigs (*J. Reprod. Fert.*, 18 : 9-14).

FEREMUTSCH, K. (1957) — Der Hypotalamus der Prosimien (*Mitt. naturf. Ges. Bern*, (N.F.) 14 : 65-79).

FIEDLER, W. (1956) — Übersicht über das System der Primates, *in* « Primatologia », H.D. HOFER *et al.* : 1-266.

FLACOURT, E. de (1661) — Histoire de la grande Ile de Madagascar, 471 p. Gervais Clouzier, Paris.

FORSYTH-MAJOR, C.I. (1894) — On *Megaladapis madagascariensis*, an extinct gigantic Lemuroid from Ambolisatra (*Proc. Roy. Soc. Lond.* : 176-179).

— (1899) — On subfossil Mammals from Madagascar (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1899 : 988-989).

Source : MNHN, Paris

— (1900) Extinct Mammalia from Madagascar. *Megaladapis insignis* sp. n. (*Trans. Roy. Soc. Lond.*, 193 : 47-50).

FRIANT, M. (1940) — Le cerveau des Indrisidés (*Rev. Anthrop.*, 232-276).

— (1947) — Classification générique des *Chirogalinae*, groupe malgache de Lémuriens (*Bull. Mus. Hist. Nat.*, Paris, (2) XIX : 257-260).

— (1948) — Classification générique des Lémuriens actuels, principalement basée sur l'ostéologie et la dentition (*Acta anatomica* : 152).

— (1948) — Le cerveau de l'*Hapalemur*. Un stade de son évolution ontogénique (*Bull. Soc. Vaud. Sci. nat.*, Lausanne : 299-304).

— (1967) — L'état de la dentition d'un Lémurien nouveau-né (*Lepilemur leucopus* F. Major) (*Rev. Stomat.*, 48 : 597-599).

— 1970) — Le cerveau des Lémuriens de Madagascar (*Acta Neurol. Belg.*, 70 : 439-470).

FURON, R. (1949) — Notes sur la paléogéographie de Madagascar (*Mém. Inst. Scient. Madagascar*, (D) I : 69-80).

— (1970) — Origine et évolution de quelques éléments des faunes africaines (*C. R. Séances Soc. Biogéogr.*, 45-46 : 104-111).

GENET-VARCIN, E. (1963) — Les singes actuels et fossiles, 239 p. Boubée, Paris.

GEOFFROY, I. (1851) — Description de *Hapalemur griseus olivaceus*, in Cat. Méth. Primates : 75.

GILLET, H. (1971) — Flore et faune malgaches (*Science et Nature*, 106 : 25-30).

GILLETTE, R.G., BROWN, R., HERMAN, P., VERNON, S. et VERNON, J. (1973) — The auditory Sensitivity of the Lemurs (*Amer. J. Phys. Anthrop.*, 38, n° 2).

GINGERICH, P.D. (1974) — Dental function of the Paleocene Primate Plesiadapsis, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 531-542.

— (1971) — Cranium of Plesiadapis (*Nature*, 232 : 566).

GOODMAN, M. (1962) — Immunochemistry of the Primates and primate evolution (*Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 102 : 219-234).

— (1966) — Primate classification. Mc Graw Hill, Year Book Science and Technology : 316-318.

— (1967) — Primate phylogeny deciphered from macromolecular specificities. Deciphering primate phylogeny from macromolecular specificities (*Amer. J. Phys. Anthrop.*, 26 : 255-276).

GOODMAN, M. et MOORE, G.W. (1971) — Immunodiffusion systematics of the Primates, I. The Catarrhini (*Syst. Zool.*, 20 : 19-62).

GOODMAN, M., FARRIS, W., MOORE, W., PRYCHODKO, W. et POULIK, E. (1974) — Immunodiffusion systematics of the Primates, II. Findings on *Tarsius*, Lorisidae and Tupaiidae, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 881-890.

GRANDIDIER, G. (1900) — Sur les Lémuriens fossiles de Madagascar (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 204 : 1482-1485).

— (1900) — Description de l'*Archaeolemur robustus*, nouvelle espèce de Lémurien subfossile de Madagascar (*Bull. Mus. Hist., nat.*, Paris, 1900 : 323-324).

— (1903) — A propos de récentes découvertes zoologiques faites à Madagsacar (*Rev. de Madagascar*, Paris : 193-207).

— (1905) — Recherches sur les Lémuriens disparus et en particulier ceux qui vivaient à Madagascar (*Nouv. Arch. Mus. Hist. nat.*, Paris (7) 4 : 1-142).

— (1908) — Sur un nouveau Lémurien subfossile de Madagascar *(Paleopithecus maximus)* (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 212 : 659-661).

— (1928) — Une variété de *Cheiromys madagascariensis* actuel et un *Cheiromys* fossile (*Bull. Acad. malgache*, (n. s.) II : 101-107).

GRANDIDIER, G. et PETIT, G. (1932) — Zoologie de Madagascar, 258 p. Société d'Editions géographiques, maritimes et coloniales, Paris.

GRAY, J.E. (1870) — Description of *Hapalemur simus* (Prolemur) (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1870 : 828).

Source : MNHN, Paris

GRAY, A.P. (1954) — Mammalian hybrids (a checklist with bibliography). C.A.B. England. Technical communication n° 10 of the Commonwealth Bureau of Animal breeding and genetics, Alva.

GRIVEAUD, P. (1962) — Rapport sur le gisement de subfossiles d'Amparihingidro, Inst. Rech. scient. Madagascar, Tananarive - Tsimbazaza., 21 p. (docum. non publié).

GROVES, C.P. (1974) — Taxonomy and phylogeny of Prosimians, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 449-474.

HAINES, D.E. (1974) — The cerebellum of some Lorisidae, *in* « Prosimian Biology » R.D. MARTIN et *al.* : 725-780.

HAINES, D.E., ALBRIGHT, B.C., GOODE, G.E. et MURRAY, H.M. (1974) — The external morphology of the brain of some Lorisidae, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 673-724.

HALL-CRAGGS, E.C.B. (1974) — Physiological and histochemical parameters in comparative locomotion studies, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 829-848.

HAMILTON, A.E. (1975) — G-banding patterns and chromosome evolution in genus *Lemur* (*Amer. J. Phys. Anthrop.*, 42 : 305).

HANSTROM, B. (1958) — Hypophysis (*in* HOFER & others. « Primatologia » Handbook of Primatology. 3 (1). Verdauungstrakt. Urinogenitalorgane. Endokrine Organe : 705-751).

HARLOW, H.F. et ZIMMERMANN, R.R. (1958) — The development of affectional responses in infant monkeys (*Proc. Amer. Phil. Soc.*, 102 : 501-509).

HARRINGTON, J.E. (1974) — Olfactory communication in *Lemur fulvus*, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 331-346).

— (1975) — Field observations of social behaviour of *Lemur fulvus fulvus* E. Geoffroy, 1812, *in* « Lemur Biology », I. TATTERSALL *et al.* : 259-281.

HAYATA, I., SONTA, I., ITOH, M. et KONDO, N. (1971) — Notes on karyotypes on some Prosimians, *Lemur mongoz*, *Lemur catta*, *Nycticebus cougang* and *Galago crassicaudatus* (*Jap. J. Genet.*, 46 : 61).

HEFFNER, H.E. et THURSTON, (1969) — Hearing in Prosimians (*J. Acoust. Soc. Amer.*, 45 : 299).

HEFFNER, H., RAVIZZA, R. et MASTERTON, B. (1969) — Hearing in Primitive Mammals IV. Bushbaby *(Galago senegalensis)* (*J. Auditory Res.*, 9 : 19-23).

HEFFNER, H. et MASTERTON, B. 1970 — Hearing in Primitive Primates (*J. comp. Physiol. Psychol.*, 71 : 145-182).

HERSHKOVITZ, P. (1958) — Type localities and nomenclature of some American Primates, with remarks on secondary homonyms (*Proc. Biol. Soc. Wash.*, 71 : 53-56).

HICK, U. (1967) — Aus der Kölner Lemuren-Sammlung (*Freunde des Kölner Zoo*, 2 (10) : 50-55).

— (1969) — Einige Beobachtungen zur Fortpflanzung und Jugendentwicklung von Katta *(Lemur catta)*, Mongozmaki *(Lemur mongoz mongoz)*, Kronenmaki *(Lemur mongoz coronatus)* und Weiskopfmaki *(Lemur fulvus albifrons)* im Kölner Zoo (*Freunde des Kölner Zoo*, 3 (12) : 75-84).

— (1973) — Wir sind umgezogen (*Zeitschrift des Kölner Zoo*, 17 Jg., Heft 4 : 127-143).

— (1974) — Das erste Jahr im neuen Lemurenhaus (*Zeitschrift des Kölner Zoo*, 17 Jg., Heft 4 : 123-135).

HILL, W.C.O. (1953) — Primates, comparative anatomy and taxonomy, I — Strepsirhini. Edinburg University Press : 1-798.

— (1953) — Lemurs and their allies in captivity (*Zoo Life*, Lond., 8 : 136-144).

HILL, W.C.O. et DAVIES, D.V. (1954) — The reproductive organes in *Hapalemur* and *Lepilemur* (*Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, B, LXV, III, n° 17 : 251).

HILL, W.C.O. (1956) — Body odour in Lorises (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 127 : 580) (Notes).

— (1956) — The heart and great vessels in the Strepsirhini (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 63 : 115-127).

Source : MNHN, Paris

— (1957) — Reproductive organs = external genitalia, *in* Hofer, H., Schultz, A.H et Stark, D. eds, « Primatologia », Handbook of Primatology, Basel : 630-704.

Hill, W.C.O. et Booth, A.H., (1957) — Voice and larynx in African and Asiatic Colobidae (*J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 54 : 309-321).

Hladik, C.M. et Charles-Dominique, P. (1971) — Lépilémur et autres Lémuriens du Sud de Madagascar (*Science et Nature*, 106 : 31-37).

Hladik, C.M., Charles-Dominique, P., Valdebouze, P., Delort-Laval, J. et Flanzy, J (1974) — La caecotrophie chez un primate phyllophage du genre *Lepilemur* et les corrélations avec les particularités de son appareil digestif (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 272 : 3191-3194).

Hladik, C.M. et Charles-Dominique, P. (1974) — The behaviour and ecology of the sportive lemur *(Lepilemur mustelinus)* in relation to dietary peculiarities, *in* « Prosimian Biology » R.D. Martin *et al.* : 23-38.

Hofer, H. (1953) — Über Gehirn und Schädel von *Megaladapis edwardsi* G. Grandidier (Lemuroidea), nebst Bemerkungen über einige airorhyncho Säugerschädel und die Stirnhöhlenfrage (*Z. Wiss. Zool.*, Leipzig, 157 : 280-284).

— (1956) — Das Furchenbild der Hirnende von *Daubentonia madagascariensis* (Gmelin, 1788) und seine morphologische Bedeutung (*Zool. Anz.*, 156 : 177-194).

— (1958) — Vergleichende Beobachtungen über die Kraniocerebrale Topographie von *Daubentonia madagascariensis* (Gmelin, 1788) (*Morph. Jb.*, 99 : 26-64).

Hofer, H., Schultz, A.H. et Stark, D. (1956 et suiv.) — Primatologia, Handbuch der Primatenkunde. 10 : 12-24.

Holtz, D. von (1974) — Social stress in the tree-shrew *(Tupaia belangeri)*, *in* « Prosimian Biology », R.D. Martin *et al.* : 389-414.

Hubrecht, A.A.W. (1971) — The descent of the Primates, N 1.

Humbert, H. 1927 — La destruction d'une flore insulaire par le feu (*Mém. Acad. malgache*, n° 5, 79 p.).

— (1949) — Rapport de mission botanique à Madagascar (1946-1947) (*Le Naturaliste malgache*, I (2) : 61-79).

— (1954) — Les territoires phytogéographiques de Madagascar. Leur cartographie. Colloques inter. du C.N.R.S., Paris, juin-juillet 1954 : 195 à 204.

— (1965) — Notice de la carte de Madagascar, Toulouse.

Hurley, P.M. (1968) — The confirmation of continental drift (*Scient. Amer.*, 218 (4) : 52-64).

Ibanez, A. (1975) — Comparative study of feeding behavior of genus Lemur (*Amer. J. Phys, Anthrop.*, 42 : 309) (Abstract only).

Jeannel, R. (1946) — Coléoptères Carabiques de la région malgache, *in* Faune de l'Empire français, VI, 372 p. Off. Rech. sci. colon. Paris.

Jolly, C.J. (1970) — *Hadropithecus :* a lemuroid small object feeder (*Man*, 5 (4) : 619-626).

Jolly, A. (1964) — Prosimians manipulation of certain object problems (*Anim. Behav.*, 12 : 560-570).

— (1964 — Choice of cries in prosimian learning (*Anim. Behav.*, 12 : 571-577).

— (1966) — Lemur social behavior and primate intelligence (*Science*, 153, n° 3735 : 501-506).

— (1966) — Lemur behavior. A Madagascar field study. The University of Chicago Press.

— (1967) — Breeding synchrony in wild *Lemur catta*, *in* « Social communication among Primates », S.A. Altmann : 3-14.

— (1972) — Troop continuity and troop spacing in *Propithecus verreauxi* and *Lemur catta* at Berenty (Madagascar) (*Folia Primat.*, 17, 321-334).

— (1972) — The study of lemur social behavior. Conf. Madag., 7-11 oct. 1970. Publications UICN : 161-166.

Source : MNHN, Paris

JOLLY, A., GUSTAFSON, H., HERTL, A. et RAMANANTSOA, G. (1975) — Population, espace vital et composition des groupes chez le Maki *(Lemur catta)* et le Sifaka *(Propithecus verreauxi verreauxi)* à Berenty, République Malagasy.

JOLLY, C. et GORTON, A. (1974) — Proportions of the extension foot muscles in some lorisid prosimians, in « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 801-816.

JOUFFROY, F.K. [1957] — Le membre antérieur d'*Archeolemur* (*Mém. Inst. Scient. Madagascar*, (A) XI, (1956) : 189-198).

— (1960) — Caractères adaptatifs dans les proportions des membres des Lémuriens. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 251 : 2756-2757).

— (1962) — La musculature des membres chez les Lémuriens de Madagascar (*Mammalia*, 26 (2) : 1-326).

JOUFFROY, F.K. et LESSERTISSEUR, J. (1960) — La main des Lémuriens malgaches comparée à celle des autres Primates (*Mém. Inst. Scient. Madagascar*, (A) XIII, (1959) : 195-219).

JOUFFROY, F.K., GASC, J.P. et DECOMBAS, M. (1974) — Biomechanics of vertical leaping from the ground in *Galago alleni*. A cineradiographic analysis, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 817-828.

JUNGERS, W.L. et RUMPLER (Y.) — Craniometric corroboration of the specific status of *Lepilemur septentrionalis*, an endemic Lemur from the North of Madagascar (*J. Hum. Evol.*, Sous presse).

KAUDERN, W. (1914) — Einige Beobachtungen über die Zeit der Fortpflanzung der madagassischen Saügetiere (*Ark. Zool.*, 9 : 1-22).

— (1915) — Säugetiere aus Madagaskar (*Ark. Zool.*, 9 : 1-101).

KAY, R.F. et HIIEMAE, K.M. (1974) — Mastication in *Galago crassicaudatus* cinefluorographic and occlusal study, in « Prosimian Biology » R.D. MARTIN *et al.* : 501-530.

KLINGER, H.P. (1963) — The somatic chromosomes of some Primates (*Cytogenetics*, 2 : 140-151).

KLOPFER, P.H. et JOLLY, A. (1970) — The stability of territorial boundaries in a Lemur troop (*Folia Primat.*, 12 : 199-208).

KLOPFER, P.H. et KLOPFER, M.S. (1970) — Patterns of maternal care in Lemurs. I. Normative description (*Z. Tierpsychol.*, 27 : 984-996).

KLOPFER, P.H. (1974) — Mother-young relations in Lemurs, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 273-292.

KNEELAND, J.E. (1966) — Fine structure of the sweat glands of the antebrachial organ of *Lemur catta* (*Zeit. Zellforsch.*, 73 : 521-533).

KNEELAND, S.J. et FAHRENBACH, W.H. (1967) — Fine structure of steroidogenic cells of a Primate cutaneous Organ (*Ann. J. Anat.*, 121 : 337-368).

KOLLMANN, M. et PAPIN, L. (1964) — Étude sur les Lémuriens : le larynx et le pharynx (*Ann. Sc. nat., Zool.*, 19 : 227-318).

KRESS, J.H. (1975) — Socialization patterns of Lemurs (*Amer. J. Phys. Anthrop.*, 42 : 312) (Abstract only).

LAISSUE, J. et FEREMUTSCH, K. (1960) — Differences between *Microcebus* and man in the cortex of the forebrain (*Acta anat.*, 41 (4) : 339-340).

LAMBERTON, C. (1929) — Sur les *Archeoindris* de Madagascar (*C. R. Acad. Sci.*, Paris, 188 : 1572-1574).

— (1934) — Contribution à la connaissance de la faune subfossile de Madagascar. Lémuriens et Ratites, *Archeoindris*, *Chiromys*, *Megaladapis* (*Mém. Acad. malgache*, (nouv. sér.) XVII : 1-168).

— (1956) — Examen de quelques hypothèses de Sera concernant les Lémuriens fossiles et actuels (*Bull. Acad. malgache*, (nouv. sér.) XXXIV).

LAVAUDEN, L. (1931) — Un nouveau Propithèque de Madagascar (*P. Perrieri*, sp. nov.) (*C. R. Acad. Sci.*, Paris. 193 : 77).

LE GROS CLARK, W.E. (1931) — The brain of *Microcebus murinus* (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1931 : 463-486).

Source : MNHN, Paris

— (1936) — The problem of the claw in Primate (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1936 : 1-24).

LIGHTOLLER, G.S. (1934) — The facial musculature of some lesser Primates and Tupaia. (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1934 : 259-309).

LUCK, C.P. (1958) — The vitreous body of *Galago crassicaudatus agysimbanus* (*Nature*, 181 : 719).

LUCKETT, W.P. (1974) — The phylogenetic relationship of the prosimian primates : evidence from the morphogenesis of the placenta and fœtal membranes, in « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 475-488.

MAHÉ, J. (1965) — Les subfossiles malgaches. Tananarive, Editions nationales, 1-11.

— (1972) — Craniométrie des Lémuriens, Analyses multivariables, Phylogénie, Thèse de de Doctorat, Paris.

MAJOR, C.I.F. (1896) — Preliminary notice on fossil monkeys from Madagascar (*Geol. Mag.* (Decade 4), 3 : 433-436).

— (1900) — A summary of our present knowledge of extinct primates from Madagascar (*Geol. Mag.* (Decade 4), 7 : 492-499).

— (1901) — Some characters of the skull in the Lemurs and Monkeys (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1901 : 129-152).

MALLINSON, J.J.C. (1970) — The conservation of certain species of Madagascar fauna in captivity. Conférence de Madagascar, 7-11 octobre 1970, Public. UICN : 218-219.

— (1970) — The home of one of the most interesting and scientifically valuable faunas in the world. The Jersey Wildlife Preservation Trust, 7th annual report : 62-67.

MALZY, P. (1964) — A propos du Aye Aye, *Daubentonia madagascariensis* Gmelin (Lémurien-Daubentonidae) (*Mammalia*, 28 : 520-522).

MANLEY, G.H. (1966) — Prosimians as laboratory animals. Symposia of the Zoological Society of London, n° 17, « Some recent developments in comparative medecine ». London 1965, Zoological Society of London by Academic Press.

— (1974) — Functions of the external genital glands of *Perodicticus* and *Arctocebus*, in « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 313-330.

MARLER, P. (1965) — Communication in Monkeys and apes, *in* I. DE VORE (ed.) Primate behavior, New York, Holt : 544-584.

— (1968) — Aggregation and dispersal : Two functions in Primate communication, *in* P. JAY (ed.) Primates, New York, Holt : 420-438.

MARTIN, P.S. (1966) — Africa and pleistocene overskill (*Nature*, 212 : 339-342).

MARTIN, R.D. (1968) — Reproduction and ontogeny in tree-shrews *(Tupaia belangeri)* with reference to their general behaviour and taxonomic relationships (*Z. f. Tierpsychol.*, 25 : 409-495 et 505-532).

— (1968) — Towards a new definition of Primates (*Man*, 3, : 377-401).

— (1971) — A preliminary field study of the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*, J.F. Miller 1777) (*Z. f. Tierpsychol.*, 9 : 43-89).

— (1972) — Adaptative radiation and behaviour of the Malagazy lemurs (*Phil. Trans. R. Soc. London*, (B) 264, n° 862 : 295-352).

— (1972) — A laboratory breeding colony of the lesser mouse Lemur, *in* « Breeding Primates » : 161-171.

— (1973) — A review of the Behaviour and Ecology of the Lesser Mouse Lemur (*Microcebus murinus* J.F. MILLER 1777), *in* « Comparative Ecology and Behaviour of Primates », R.P. MICHAEL and J.H. CROOK : 1-68.

— (1975) — The importance of body size in primate evolution. Primate Eye (4) - 5 (Abstract only).

— (1975) — Ascent of Primates (*Nat. Hist. N.Y.*, 84 : 52-61).

MATTHEY, R. (1964) — Evolution chromosomique et spéciation chez les *Mus* du sous-genre *Leggada* Gray 1837 (*Experientia*, 20 : 657-666).

MATTHEW, W.D. (1939). — Climate and Evolution (New York Acad. Sci, Special Public. : 1-223).

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

MAYR, E. (1944) — Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist. Columbia University Press, N.Y.

MERTL, A. (1975) — Discrimination of individuals by scent in a Primate (*Behavioral biology*, 14 : 505-509).

MEYWALD, K. (1973) — Der Neubau des Lemurenhauses (*Zeitschrift des Kölner Zoo*, 4 (16) : 115-123).

MICHAEL, R.P. et KEVERNE, E.B. (1968) — Pheromones in the communication of sexual status in primates (*Nature*, 218 : 746-749).

MILLOT, J. (1952) — La faune malgache et le mythe gondwanien (*Mém. Inst. Scient. Madagascar*, (A) VII (1) : 1-36).

— (1953) — Notes biologiques sur les Lémuriens malgaches (*Le Naturaliste malgache*, IV (2), (1952) : 109-121).

MITCHELL, C. (1960) — Auditory sensitivity of the ring-tail Lemur *(Lemur catta)*. M S Thesis, Univ. of Oregon, Med. School (non publié).

MITCHELL, C., GILLETTE, R., VERNON, J., HERMAN, P. (1970) — Pure Tone auditory behavioral thresholds in three species of Lemurs (*J. acoust. Soc. America*, 48 : 531-535).

MITCHELL, C., VERNON, J., HERMAN, P. (1971) — What does the lemur really hear ? (*J. acoust. Soc. America*, 50).

MIVART, St. G. (1864) — Notes on the crania and dentition of the Lemuridae (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1864 : 611-648).

MONOD, T. (1970) — Protection et conservation : pourquoi ? Conf. de Madagascar, 7-11 octobre 1970, Public. UICN, suppl. 36 : 65-74.

MONTAGNA, W. (1962) — The skin of Lemurs (*Ann. N.Y. Acad. Sc.*, 102 : 190-209).

MONTAGNA, W. et YUN, J.S. (1962) — The skin of Primates : 10 : the skin of the ringtailed lemur *(Lemur catta)* (*Amer. J. Phys. Anthrop.*, 20 : 95-118).

MONTAGNA, W., YASUDA, K. et ELLIS, R.A. (1961) — The skin of primates, V. The skin of the black lemur *(Lemur macaco)* (*Amer. J. Phys. Anthrop.*, 19 : 115-130).

MONTAGNA, W. et ELLIS, R.A. (1963) — New approaches to the study of the skin of the Primates, *in* « Evolutionary and genetic biology of Primates », J. BUETTNER-JANUSCH, vol. 1 : 179-195.

NAPIER, J.R. et NAPIER, P.H. (1967) — A handbook of living primates, 456 p.

NAPIER, J.R. et WALKER, A.C. (1967) — Vertical clinging and leaping, a newly recognised category of locomotor behaviour among Primates (*Folia Primat.*, 6 : 204-219).

NOYES, M. (1969) — Territorial marking in primitive primates. The Jersey Wildlife Preservation Trust. Sixth Annual Report : 16-18.

NUTE, J.J. et BUETTNER-JANUSCH, J. (1969) — Genetics of polymorphic transferrins in the genus Lemur (*Folia Primat.*, 10 : 181-194).

ORYX, J. (1966) — Monkeys and Medical Research, Tragedy of a Turtle, The Aye Aye in Madagascar (*J. Fauna Preservation Society* : 287-289).

OWEN, R. (1866) — On the Aye-Aye. *Chiromys*, Cuvier. (*Trans. Zool. Soc. Lond.*, 68 : 33-101).

PAGES, E. (1975) — Première naissance de *Microcebus coquereli*. Intern. Zoo Year Book 15 : 205 (Zool. Soc. of London).

— (1976) — Home range, behaviour and tactile communication in a nocturnal malagasy Lemur *Microcebus coquereli*, *in* G.A. DOYLE « Behavioural factors in Prosimian Evolution », Proc. of the sixth Congr. of the intern. Primatolog. Soc.

PARIENTE, G.F. (1970) — Rétinographies comparées des Lémuriens malgaches (*C.R. Acad. Sc.*, Paris, 270 : 1404-1407).

— (1973) — Technique d'étude de la vision des couleurs chez un lémurien nocturne de Madagascar *(Phaner furcifer)* (*L'Optométrie*, n° 5 : 7-21).

— (1974 *a*) — Influence of light on the activity rythms of two malagasy lemurs : *Phaner furcifer* and *Lepilemur mustelinus leucopus*, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 183-200.

Source : MNHN, Paris

— (1974 *b*) — Importance respective du repérage visuel et auditif (absence d'écholocation) chez *Microcebus murinus* (*Mammalia*, 38 : 1-6).

— (1975 *a*) — Observations ophtalmologiques des zones fovéales vraies chez *Lemur catta* et *Hapalemur griseus* (*Mammalia*, 40 : 143-151).

— (1975 *b*) — Lumière et rythme d'activité de *Phaner furcifer*. (Prosimien nocturne de Madagascar) dans son milieu naturel (*J. Physiol.*, Paris, 70 : 637-647).

— (1975 *c*) — Les différents aspects de la limite du *tapetum lucidum* chez les Prosimiens (*Vision res.*, vol. 16 : 387-391).

— (1976) — Quelques aspects éco-éthologiques de la vision d'un Lémurien nocturne de Madagascar : *Phaner furcifer*. (Thèse de Doctorat d'État, CNRS (Paris) AO 12 352 : Étude éco-physiologique de la vision chez les Prosimiens malgaches, XI).

— (1976) - Efficacité lumineuse relative de la rétine de *Hapalemur griseus* (*id.*, XII). (Prosimien crépusculaire malgache). Recherche d'une vision des couleurs.

— (1976) — Étude qualitative et quantitative de la lumière utilisable par lesProsimiens de Madagascar dans leur biotope naturel (*id.*, VII).

Pasztor, L.M. et Horn, R. Van (1973) — A note on Lemur chromosomes. Research note from the Cutaneous Biology and Primate Behavior, Oregon Primate Research center.

Paulian, R. (1953) — Une femelle mélanisante de *Propithecus verreauxi coronatus* (*Naturaliste malgache*, V (1) : 105-108).

— (1954) — Le paludisme des Lémuriens (*Le Naturaliste malgache*, V (2), (1953) : 241).

— (1955) — Les Ixodoidea de Madagascar (*Le Naturaliste malgache*, VI (1/2), (1954) : 131-135.

— (1955) — Les animaux protégés de Madagascar, 60 p., 6 pl. Publicat. de l'Inst. de Recherche scient., Tananarive - Tsimbazaza.

— (1955) — Une naissance de Propithèque en captivité (*Le Naturaliste malgache*, VII (1) : 104).

— (1956) — Observations sur la reproduction du *Lemur variegatus* Kerr. (*Le Naturaliste malgache*, VII (2), (1955) : 223).

— (1961) — La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines, Faune de Madagascar, tome XIII.

— (1970) — La conservation des lignées archaïques à Madagascar. Conférence de Madagascar, 7-11 octobre 1970, Public. UICN : 224-228.

Perret, M. (1972) — Recherches sur les variations des glandes endocrines et en particulier de l'hypophyse, au cours du cycle annuel, chez un Lémurien malgache, *Microcebus murinus* (Miller, 1777) (*Mammalia*, 36 : 482-516).

— (1974) — Variations of endocrine glands in *Microcebus murinus* (Miller, 1777), in « Prosimian Biology », R.D. Martin *et al.* : 375-388.

Perret, M., Dubois, M.P. et Petter-Rousseaux, A. (1971) — Les cellules corticotropes d'un Lémurien malgache : *Microcebus murinus* (Miller, 1777) — Identification par immunofluorescence (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 272 : 2804-2807).

Perrier de la Bathie, H. (1921) — La végétation malgache (*Ann. Mus. Colon. Marseille*, 3e sér., 9 : 1-268).

Perry, J. (1972) — Captive propagation : a progess report. Conf. on breeding of endangered species as an aid to their survival. May 1972, Jersey.

Petit, G., (1933) — Le genre *Lepidolemur* et sa répartition géographique (*C. R. Soc. Biogéogr.*, X : 33-37).

Petter, J.-J. : voir Bourlière, F., Petter-Rousseaux, A., Albignac, R.

Petter, J.-J. (1960) — L'observation des Lémuriens nocturnes dans les forêts de Madagascar; utilisation des rayons I.R. (*Le Naturaliste malgache*, XI, (1959) : 165-173).

— (1961) — Film de recherche 16 mm, noir, publié avec notice par Encyclopaedia cinematographica. Goettingen : *Microcebus murinus*, Transport du jeune par la mère. — *Cheirogaleus medius*, Progression. — *Lepilemur mustelinus*. Comportement de défense.

Source : MNHN, Paris

— (1962) — Recherches sur l'écologie et l'éthologie des Lémuriens malgaches (*Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, nouv. sér., sér. A, Zool., XXVII : 1-146.

— (1962) — Remarques sur l'écologie et l'éthologie comparée des Lémuriens malgaches (*La Terre et la Vie* : 394-416).

— (1962) — Apports de l'écologie à la systématique des Lémuriens malgaches. Symposium de la Wenner-Green Foundation for Anthropological Research.

— (1962) — Ecological and behavioral studies of Madagascar Lemurs in the field (*Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 102 : 267-281).

— (1962) — Film de recherche 16 mm, noir, publié par Encyclopedia cinematographica. Goettingen : *Cheirogaleus major*, Etude du jeu.

— (1965) — The Lemurs of Madagascar, *in* « Primate Behavior » : « field studies in monkeys and apes ». Ed. I. De Vore, Holt, Rinehart and Winston, N.Y.

— (1966) — L'extinction des Lémuriens malgaches est-elle inévitable? (*Bull. Centre régional de Sciences et techniques pour l'Afrique* (U.N.E.S.C.O.), Nairobi, Kenya, 1, n° 3 : 48-54).

— (1967) — Film de recherche 16 mm, noir, sonore. « Le Aye-Aye de Madagascar » Édité par le Service du Film de la Recherche scientifique, Paris.

— (1969) — « Domaine vital » et « territoire » chez les Lémuriens malgaches. Entretiens de Chizé. Masson et Cie, Paris : 108-114.

— (1969) — Speciation in Madagascar Lemurs (*Biol. J. Linn. Soc.*, 77-84).

— (1972) — Introduction au compte-rendu de la Conférence Internationale sur la Conservation de la Nature à Tananarive. Octobre 1970. Publication UICN - UNESCO.

— (1972) — Intérêt des recherches démographiques sur les Lémuriens malagasy. Importance des réserves de faune. Aménagement de la réserve de Nosy-Mangabe. Conférence de Madagascar, 7-11 octobre 1970, Public. UICN-UNESCO : 167-170.

— (1972) — Film de recherche 16 mm, noir, sonore. Propithèques de Madagascar. Édité par le Service du Film de Recherche scientifique, Paris.

— (1972) — Film de recherche, couleur, sonore. *Hapalemur griseus*. Édité par le Service du Film de Recherche scientifique, Paris.

— (1972) Melanization in the genus Propitheeus (*Journal of Human Evolution*, 1 : 379-388).

— (1977) — Ecological and Physiological adaptations of five sympatric nocturnal Lemurs to seasonal variations in food production *in* « Recent advances in Primatology, I. Behaviour », C.M. Hladik and D.J. Chivers.

Petter, J.-J. et Hladik, C.M. (1970) — Observations sur le domaine vital et la densité de population de *Loris tardigradus* (*Mammalia*, 34 (3) : 394-409).

Petter, J.-J. et Lettelier, F. (1961) — Note sur un Lépilémur en captivité au Jardin des Plantes de Paris (*Mammalia*, 25 : 571-572).

Petter, J.-J. et Pariente, G. (1971) — Les Indridés malgaches (*Science et Nature*, 106 : 15-24).

— (1971) — Conférence internationale sur l'utilisation rationnelle et la conservation de la nature. (Université de Tananarive, 7-11 octobre 1970) (*Science et Nature*, 106 : 49-40).

Petter, J.-J. et Petter-Rousseaux, A. (1958) — Les Lémuriens malgaches et leur protection (*La Terre et la Vie*, n° 1 : 45-68).

— (1960) — Contribution à l'étude du Aye-Aye (*Le Naturaliste malgache*, XI, (1959) : 153-154).

— (1959) — Film 16 mm, en couleurs, sonore, édité par le Service du film de la Recherche scientifique, Paris. « Les Lémuriens de Madagascar ».

Source : MNHN, Paris

PETTER, J.-J. et PETTER-ROUSSEAUX, A. (1960) — Remarque sur la systématique du genre *Lepilemur* (*Mammalia*, 24 : 76-86).

— (1963) — Notes biologiques sur les *Centetinae* (*La Terre et la Vie*, n° 1 : 66-80).

— (1964) — Première tentative d'estimation des densités de peuplement des Lémuriens malgaches (*La Terre et la Vie*, n° 4 : 427-435).

— (1964) — L'élevage des Lémuriens malgaches et leur pathologie en captivité. Symposia of the Zoological Soc. of London, n° 17 : 41-48.

PETTER, J.-J. et PEYRIERAS, A. (1969) — Nouvelle contribution à l'étude d'un Lémurien malgache. Le Aye-Aye (*Mammalia*, 34 : 167-193).

— (1970) — Observations écoéthologiques sur les Lémuriens malgaches du genre *Hapalemur* (*La Terre et la Vie*, 24 : 356-382).

— (1974) A study of the population density and home range of *Indri indri* in Madagascar, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 39-48.

— (1975) — Preliminary notes on the behavior and ecology of *Hapalemur griseus*, *in* « Lemur Biology », I. TATTERSALL and R. SUSSMAN : 281-287.

PETTER, J.-J., SCHILLING, A. et PARIENTE, G. (1971) — Observations écoéthologiques sur deux Lémuriens malgaches nocturnes, *Phaner furcifer* et *Microcebus coquereli* (*La Terre et la Vie*, n° 3 : 287-327).

PETTER, J.-J. et SCHILLING, A. (1972) — Recherches récentes sur les Prosimiens, *in* « Les Primates », A. SCHULTZ : 322-351.

PETTER, J.-J., SCHILLING, A. et PARIENTE, G. (1975) — Observations on the Behavior and Ecology of *Phaner furcifer*, *in* « Lemur Biology », I. TATTERSALL and R. SUSSMAN : 209-219.

PETTER-ROUSSEAUX, A. (1953) — Recherches sur la croissance et le cycle d'activité testiculaire de *Natrix natrix helvetica* (Lacépède) (*La Terre et la Vie*, n° 4 : 175-223).

— (1954) — La périodicité sexuelle et les variations des genitalia femelles chez un Prosimien malgache, *Cheirogaleus major* (E. Geoffroy) (*C.R. Acad. Sc.*, Paris, 239 : 1083-1085).

— (1958) — Variations cycliques de la morphologie des organes génitaux externes femelles chez certains *Strepsirhini* (*C.R. Soc. Biol.*, CLII : 951-953).

— (1962) — Recherches sur la biologie de la reproduction des Primates inférieurs (*Mammalia*, 26, suppl. n° 1 : 1-87).

— (1964) — Reproduction physiology and behaviour of the *Lemuroidea*, *in* « Evolutionary and genetic biology of Primates », J. BUETTNER-JANUSCH, vol. 2, chap. 11.

— (1968) — Cycles génitaux saisonniers des Lémuriens malgaches. Entretiens de Chizé — 38, 1 : 11-22.

— (1970) — Observation sur l'influence de la photopériode sur l'activité sexuelle chez *Microcebus murinus* (Miller, 1777) en captivité (*Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, 10 : 203-208).

— (1972) — Application d'un système semestriel de variation de la photopériode chez *Microcebus murinus* (Miller, 1777) (*Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, 12 : 367-375).

— (1974) — Le cycle de l'épithélium séminifère chez *Microcebus murinus* (Miller, 1777) (*Mammalia*, 38 : 71-87).

— (1974) — Photoperiod, sexual activity and body weight variation of *Microcebus murinus* (Miller, 1777), *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 365-374.

— (1975) — Activité sexuelle de *Microcebus murinus* soumis à des régimes photopériodiques expérimentaux (*Ann. Biol. anim.*, *Bioch. Biophys.*, 15 (3) : 503-508).

PETTER-ROUSSEAUX, A. et BOURLIÈRE, F. (1959) — La périodicité sexuelle des femelles d'un Primate inférieur, le *Microcebus murinus*. Effet d'une inversion des variations saisonnières de l'éclairement (*C.R. Soc. Biol.*, CLIII : 226-228).

— (1965) — Persistance des phénomènes d'ovogénèse chez l'adulte de *Daubentonia madagascariensis*, (Prosimii, Lémuriformes) (*Folia Primat.*, 3 : 241-244).

Source : MNHN, Paris

— (1966) — Existence probable d'un rythme métabolique saisonnier chez les Cheirogaleinae (*Lemuroidea*) (*Folia Primat.*, 4 : 249-256).

PETTER-ROUSSEAUX, A et PETTER, J.-J. (1967) — Contribution à la systématique des Cheirogaleinae (Lémuriens malgaches). *Allocebus*, genre nouveau, pour *Cheirogaleus trichotis*, Günther, 1875 (*Mammalia*, 31 : 574-582).

PINTO, D., DOYLE, G.A. et BEARDER, S.K. (1974) — Patterns of activity in three nocturnal prosimian species : *Galago senegalensis moholi*, *Galago crassicaudatus umbrosus* and *Microcebus murinus murinus*, under semi-natural conditions (*Folia Primat.*, 21 : 135-147).

PIRIE, A. (1959) — Cristals of riboflavin making up the *tapetum lucidum* in the eye of a Lemur (*Nature*, 183 : 985-986).

PIVETEAU, J. (1957) — L'encéphale de l'*Hadropithecus*, Lémurien subfossile de Madagascar (*Ann. Paléont.*, 42 : 139-150).

— (1957) — Traité de Paléontologie. VII — Primates, Paléontologie humaine. Masson et Cie, Paris, 670 p.

POCOCK, R.I. (1918) — On the external characters of the Lemurs and of Tarsius (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 55 : 19-53).

POLLOCK, J.I. (1975) — Field observations on *Indri indri*. A preliminary report, *in* « Lemur Biology », I. TATTERSALL and R. SUSSMAN : 287-313.

RADINSKY, L. (1972) — Prosimian brain morphology : functional and phylogenetic implications, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 781-800.

RAINEY, M. (1970) — Aspects of physiological and behavioral temperature regulation in the rock hyrax, *Heterohyrax brunei*. Unpubl. M.A. Thesis, Nairobi College.

RAKOTOSAMINANA, B.R. et RUMPLER, Y. (1970) — Étude des dermatoglyphes et des coussinets palmaires et plantaires de quelques Lémuriens malgaches. CR. 55e Congrès des Anatomistes, Nancy, (*Bull. Ass. Anat.*, 148-493).

— (1972) — Evolution of palm, sole pads and dermatoglyphic patterns in the malagasy Lemur. IVe Congrès international de Primatologie, Beaverton.

RALLS, K. (1971) — Mammalian scent marking (*Science*, 171 : 443-449).

RAND, A.L. (1935) — On the habits of the Madagascar mammals (*Journ. of Mammalogy*, 16 : 89-104).

— (1937) — Results of the Archbold Expedition, n° 17 : Some original observations on the habits of *Dactylopsila trivirgata* Gray (*Am. Mus. Novit.*, 957 : 1-7).

RAVET, J. (1948) — Atlas climatologique de Madagascar. Public. Serv. Météo. Madag., n° 10.

— (1952) — Notice sur la climatologie de Madagascar et des Comores (*Mém. Inst. Scient. Madagascar*, (D) IV (1) : 1-36).

RICHARD, A.F. (1973) — The social organization and ecology of *Propithecus verreauxi*. Ph. D. Thesis, London Univ.

— (1974) — Intraspecific variation in the social organisation and ecology of *Propithecus verreauxi* (*Folia Primat.*, 22 : 178-207).

— (1974) — Patterns of marking in *Propithecus verreauxi verreauxi*, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN et *al.* : 49-75.

RICHARD, A.F. et HEIMBUCH, R. (1975) — An analysis of the social behaviour of three groups of *Propithecus verreauxi*, *in* « Lemur Biology », I. TATTERSALL and R. SUSSMAN : 313-333.

RICHAUD, J., RUMPLER, Y. et ALBIGNAC, R. (1971) — Quelques données hémobiologiques de la sous-famille des Lémurinés malgaches (*Arch. Inst. Pasteur Madag.*, 40 : 137).

RIORDAN, D.V. (1971) — Reproductive variation in *Galago senegalensis* sub-species (lesser bush baby). The Jersey Wildlife Preservation Trust, 8th annual report : 15-18.

ROCHON-DUVIGNEAUD, A. (1943) — Les yeux et la vision des Vertébrés. Masson Paris.

RODE, P. (1939) — Catalogue des Types de Mammifères du Muséum National d'Histoire Naturelle. Ordre des Primates. Sous-ordre des Lémuriens (*Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, (2) XI : 434-449).

Source : MNHN, Paris

RUMPLER, Y. (1970) — Étude cytogénétique du *Lemur catta* (*Cytogenetics*, 9 : 239-244).

— (1972) — Evolution chromosomique des *Lemurinae*, Lémuriens de Madagascar, 57e Congrès de l'Assoc. des Anatomistes, Lisbonne, 26-30 mars 1972.

— (1974) — Contribution de la cytogénétique à une nouvelle classification des Lémuriens malgaches, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 865-870.

— (1975) — The significance of chromosomal studies in the systematics of the malagazy Lemurs, *in* « Lemur Biology », I. TATTERSALL and R. SUSSMAN : 25-41.

RUMPLER, Y. et ALBIGNAC, R. (1969) — Étude cytogénétique de deux Lémuriens, *Lemur macaco macaco*, Linné 1766, et *Lemur fulvus rufus*, Audebert 1800 (*C.R. Soc. Biol.*, 163 : 1989-1992).

— Étude cytogénétique de quelques hybrides intraspécifiques et interspécifiques de Lémuriens. Cong. Ass. Franç. Avanc. Sci., Besançon (*Ann. Sci. Univ. Besançon*, série 3, fasc. 6 : 15-17).

— (1969) — Existence d'une variabilité chromosomique intraspécifique chez certains Lémuriens (*C.R. Soc. Biol.*, 1963 : 1989-1992).

— (1970) — Evolution chromosomique des Lémuriens malgaches (*Ann. Univ. Madag.* (Médecine et Biologie), 12-13 : 3-11).

— (1971) — Étude cytogénétique de *Varecia variegata* et de *Lemur rubriventer* (*C.R. Soc. Biol.*, 165, n° 3 : 741-747).

— (1972) — Cytogenetic study of the endemic malagasy Lemurs sub-family *Cheirogleiainae* Gregory, 1915 (*Ann. J. Physiol. Anthrop.*, 38 : 261-264).

— (1972) — Cytogenetic study of the *Indridae*. Third conf. on Exp. Med. and Surg. in Primates, Lyon, 21-23 juin, 1972.

— (1973) — Cytogenetic study of the endemic malagasy Lemur : *Hapalemur*, I. Geoffroy, 1851 (*J. Hum. Evol.*, 2 : 267-270).

— (1972) — Étude cytogénétique de *Varecia variegata* et de *Lemur rubriventer* (*C.R. Soc. Biol.*, 165 : 741-747).

RUMPLER, Y., ALBIGNAC, R. et RUMPLER-RANDRIAMONTA, N. (1972) — Étude cytogénétique de *Lepilemur ruficaudatus* (*C.R. Soc. Biol.*, 166 : 1208-1211).

RUMPLER, Y. et ALBIGNAC, R. (1973) — Cytogenetic study of the *Indridae* Bennett, 1832, a malagasy endemic Lemur's family. International Congress of Anthropological and Ethnological Sciences. Chicago, Detroit, 1973.

— (1975) — Cytogenetic study of an intraspecific chromosomal variety in *Lepilemur septentrionalis*, a new endemic malagasy Lemur from the north of Madagascar (*Ann. J. Phys. Anthrop.*, 42 (3) : 425-430).

RUMPLER, Y. et ANDRIAMIANDRA, A. (1968) — Sur l'étude des glandes brachiales et antébrachiales du *Lemur catta* (*C.R. Soc. Biol.*, 162 : 1430-1433).
— (1969) — Les glandes brachiales et antébrachiales du *Lemur catta* (*Ann. Univ. Madag.* (Médecine et Biologie), 11 : 57-66).

RUMPLER, Y et ODDOU, J.H. (1970) — Structure histologique et comportement de marquage du *Lemur macaco* (*C.R. Soc. Biol.*, 164 : 2686).

RUMPLER, Y. et ANDRIAMIANDRA, A. (1971) — Étude histologique des glandes de marquage de la face antérieure du cou des Lumériens malgaches (*C.R. Soc. Biol.*, 165 : 436).

RUMPLER, Y. et RAKOTOSAMIMANANA, B.R. (1972) — Coussinets palmo-plantaires et dermatoglyphes des représentants des Lémuriformes malgaches. C.R. 56e Congrès des Anatomistes, Nantes 1971. (*Bull. Ass. Anat.* 154 : 1127-1143).

RUSSEL, R.J. (1975) — Body temperatures and behavior of captive Cheirogaleids, *in* « Lemur Biology », I. TATTERSALL and R. SUSSMAN : 193-209.

Source : MNHN, Paris

SABAN, R. (1956) — L'os temporal et ses rapports chez les Lémuriens subfossiles de Madagascar. I — Type à molaires quadrituberculées. Formes archaïques (*Mém. Inst. Sci. Madagascar*, (A) X : 251-297).

— (1956) — Les affinités du genre *Tupaia*, Raffles 1921, d'après les caractères morphologiques de la tête osseuse (*Ann. Paléont.*, 42 : 169-224).

— (1963) — Contribution à l'étude de l'os temporal des Primates (*Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 29 : 378 p.).

SALLES, P. et MEYER, G. (1957) — Electrocardiographie du Lémurien (*Bull. Acad. malgache*, (N.S.) 34 : 67-73).

SARICH, V.M. et CRONIN, J.E., (1975) — Molecular systematics of the Primates. Burg Warenstein symposium n° 65. July 25 — August 1, 1975.

SASAKI, M., OSHIMURA, M., TAKAHASHI, E. et KONDO, N. 1975 — Comparative banding analysis of chromosomes in three species of Lemurs (Primates. Lemuridae) (*Genetica*. 45 : 253-261).

SCHILLING, A. (1970) — L'organe de Jacobson du Lémurien malgache *Microcebus murinus* (Miller, 1777) (*Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, série A, n° 4 : 206-280).

— (1974) — A study of marking behaviour in *Lemur catta*, *in* « Prosimian Biology ». R.D. MARTIN *et al.* : 347-364.

SCHMIDT, C.R. (1970) — Ein Besuch im Zoologischen Garten von Ceylan, bei Colombo (*Freunde der Kölner Zoo*, 12 Jg., Heft 4 : 115-125.

SCHULTZ, A.H. (1940) — The size of the orbit and the eye in Primates (*Amer. J. Phys. Anthrop.*, 26 : 389-408).

— (1956) — Postembryonic age changes, *in* HOFER *et al.*, Primatologia (Handbook of Primatology) : 887-964.

— (1956) — The occurence and frequency of pathological and teratological conditions and of twinning among non-human primates, *in* HOFER *et al.*, Primatologia (Handbook of Primatology) : 965-1014.

— (1958) — Palatine ridges, *in* HOFER *et al.*, Primatologia (Handbook of Primatology) : 127-138.

SCHWARTZ, J.H. (1974) — Dental development and eruption in the prosimians (*Amer. J. Phys. Anthrop.*, 41 : 502) (Abstract only).

— (1974) — Premolar loss in the Primates : a theoretical reinvestigation, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 621-640.

SCHWARTZ, E. (1931) — A revision of the genera and species of Madagascar *Lemuridae* (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1931 : 399-428).

SEILER, R. (1974) — Besonderheiten an der Gesichtsmusculatur von *Daubentonia madagascariensis* (Gmelin 1788), 22 : 81-96, 1974 (*Folia Primat*). (English Annuary).

SELIGSOHN, D. (1975) — Tooth function and diet in *Lepilemur* and *Hapalemur* : model for Primate molar evolution (*Amer. J. Phys. Anthrop.*, 42 : 328-329) (Abstract only).

SELIGSOHN, D. et SZALAY, F. (1974) — Dental occlusion and the masticatory apparatus in *Lemur* and *Varecia* : their bearing on the systematics of living and fossil Primates, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 543-562.

SELYE, H. (1950) — Stress. A treatise based on the concepts of the general adaptation. Syndrome and the deseases of adaptation. Montreal.

SERA, X. (1950) — Ulteriori osservazioni sui Lemuri fossili ed attuali (*Paleontographia italica*, XLVII).

SIMONS, E.L. (1962) — Fossil evidence relating to the early evolution of primate behavior (*Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 102 : 282-294).

— (1974) — Notes on the early tertiary prosimians, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 415-434.

SIMPSON, G.G. (1945) — The principles of classification and classification of Mammals (*Bul. Amer. Mus. Nat. Hist.*, LXXXV : 1-350).

Source : MNHN, Paris

— (1961) — Principles of animal taxonomy. Columbia Univ. Press, New York. Oxford Univ. Press, London.

— (1967) — The tertiary lorisiform Primates of Africa (*Bull. Mus. Comp. Zool.*, Harvard Univ., 136 : 39-62).

— (1969) — Géographie de l'Évolution, 200 p. Masson et Cie, Paris.

Southern, H.N., Watson, J.S. et Chitty, D. (1946) — Watching nocturnal animals by infra-red illumination (*Journ. of Animal Ecology*, 15 : 198-202).

Sparks, J. (1967) — Allogrooming in Primates : a review, *in* « Primate Ethology »,

Spreng, H. (1938) — Zur ontogenie des Indrisinengebisses. Dissertation, Bern University.

Spuhler, O. (1935) — Genitalzyklus und Spermiogenese des Mausmaki (*Microcebus murinus* Miller) (*Z. Zellforsch. mikroscop. Anat.*, 23 : 442-463).

Standing, H.F. (1908) — On recently discovered subfossil primates from Madagascar (*Trans. Zool. Soc. Lond.*, 18 : 69-162).

Stark, D. (1956) — Primitiventwicklung Plazentation der Primaten, *in* Hofer *et al.*, Primatologia (Handbook of Primatology) : 723-886.

— (1974) — Die Saugetiere Madagaskars, ihre Lebenstraume und ihre Geschichte. Basel, S. Karger, 60 pp.

Starmuhler, F. (1960) — Beobachtungen am Mausmaki (*Microcebus murinus*) (*Natur u. Volk*, 90 : 194-204).

Stephan, H. (1969) — Quantitative investigations on visual structures in Primate brains. Proc. 2nd Int. Congr. Primat., 3 : 34-42.

— (1972) — Evolution of Primate brains : a comparative anatomical investigation, *in* « The functional and evolutionary Biology of Primate », R.H. Tuttle, 155-174.

Stephan, H. et Bauchot, R. (1965) — Hirn-Körpergewichts bezichungen bei den Halbaffen (Prosimii) (*Acta Zool.*, 46 : 209).

Stephan, H., Bauchot, R. et Andy, D.J. (1970) — Data on size of the brain and various brain parts in Insectivores and Primates. Primate brain. Advances in Primatology, 1, C.R. Noback, and W. Montagna : 289-297.

Struhsaker, T.T. (1969) — Correlates of ecology and social organization among african Cercopithecines (*Folia Primat.*, 11 : 80-118).

Sussman, R.W. (1972) — An ecological study of two Madagascar Primates, *Lemur fulvus rufus* and *Lemur catta*. Ph. D. Thesis, Duke University.

— (1974) — Ecological distinction in sympatric species of Lemur, *in* « Prosimian Biology », R.D. Martin *et al.* : 75-108.

— (1975) — A preliminary study of the behaviour and ecology of *Lemur fulvus rufus* Audebert 1800, *in* « Lemur Biology », I. Tattersall and R. Sussman : 237-259.

Sussman, R.W. et Richard, A.F. (1974) — The role of agression among diurnal Prosimians, *in* « Primate agression, territoriality and xenophobia », R.L. Holloway : 49-75.

Sussman, R.W. et Tattersall, I. (1974) — Premilinary study of the ecology and behavior of the Mongoz Lemur, *L. m. mongoz* (*Am. J. Phys. Anthrop.*, 41 : 211-306).

Szalay, F.S. (1971) — Cranium of the late Paleocene primate *Plesiadapis tricuspideus* (*Nature*, 230 : 324-325).

— (1972) — Primate phylogeny and the prosimian dichotomy. Four days Research Seminar on Prosimian Biology, 14-17 avril 1972 (Londres).

— (1972) — Paleobiology of the earliest primates, *in* R. Tuttle « The functional and evolutionary biology of Primates ».

Tandy, J.M. (1974) — Social structure in a laboratory colony of *Galago crassicaudatus*, *in* « Prosimian Biology », R.D. Martin *et al.* : 246-260.

Tattersall, I. (1973) — Subfossil Lemuroids and the adaptative radiation of malagasy Lemurs (*Trans. N.Y. Acad. Sci.*, 11 : 314-324).

Source : MNHN, Paris

— (1974) — Facial structure and mandibular mechanics in *Archeolemur*, *in* « Prosimian Biology », R.D. Martin *et al.* : 563-578.

— (1975) — Notes on the cranial anatomy of the subfossil malagasy Lemurs *in* « Lemur Biology », I. Tattersall and R. Sussman : 111-125.

Tattersall, I. et Schartz J.H., (1974) — Craniodental morphology and the systematics of the malagasy Lemurs (Primates, Prosimians) (*Anthrop. pap. Americ. Mus. Nat. Hist.*, 52 : 139-192).

Tattersall, I. et Sussman, R.W. (1975) — Observations on the ecology and behavior of the mongoose lemur, *Lemur mongoz mongoz* Linnaeus (Primates, Lemuriformes) at Ampijoroa, Madagascar. (*Anthrop. pap. Americ. Mus. Nat. Hist.*, 52 (4) : 193-216).

Thomas, O. (1910) — A new genus for *Dactylopsila palpator* (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, (8) 6 : 610).

Thorington, R.W. Jr. 1970 — Feeding and nutrition of non human Primates. Ed. Robert S. Harris, Academic Press, New York and London.

Valois, G. (1955) — Ordre des Primates, *in* P.-P. Grassé, « Traité de Zoologie », 17, Mammifères. Masson et Cie, Paris : 1854-2206.

Valverde, J.A. (1964) — Remarques sur la structure et l'évolution des communautés de Vertébrés terrestres (*La Terre et la Vie*, 2 : 121-154).

Van Valen, L. (1969) — A classification of the Primates (*Amer. J. Phys. Anthrop.*, (n.s.), 30 : n° 2).

Vick, L.G. (1975) — Role of interindividual bonds in captive *Lemur fulvus* (*Amer. J. Phys Anthrop.*, 42 : 336) (Abstract only).

Viette, P. (1974) — Les dates de publication des Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar (séries A, B, E) et du Naturaliste Malgache (*Bull. Acad. Malg.*, 50 (2), 1972 (1973) : 77-92).

Walker, A.C. (1967) — Locomotor adaptation in recent and fossil Madagascar Lemurs. Ph. D. Thesis, London.

— (1967) — Patterns of extinction among the subfossil Madagascan Lemuroids, *in* « Pleistocene extinction », P.S. Martin and H.E. Wright Jr., New Haven and London. Yale University Press.

— (1969) — True affinities of *Propotto leakeyi*, Simpson 1967 (*Nature*, 223 : 647-648).

— (1970) — Nuchal adaptations in *Perodicticus potto* (*Primates*, 11 : 135-144).

— (1970) — Post-cranial remains of the miocene Lorisidae of East Africa (*Amer. J. Phys. Anthrop.*, (n.s.) 33, n° 2).

— (1972) — The rise and fall of the Madagascan Lemuroids. Conférence de Madagascar, 7-11 octobre 1970, Public. UICN : 156-160.

— (1974) — A review of Miocene Lorisidae of East Africa, *in* « Prosimian Biology », R.D. Martin *et al.* : 435-448.

Webb, C.S. (1946) — Some Madagascar Animals (*Zoolife*, London, 1 : 57-58) cité par Hill W.C.O 1953).

White, M.J.D. (1969) — Chromosomal rearrangements and speciation in animals (*Ann. Rev. Gen.* 3 : 75-98).

Wilson, W.A. (1975) — Discriminative conditioning of vocalizations in *Lemur catta* (*Anim. Behav.*, 23 : 432-436).

Windecker, W. (1968) — Jahresbericht des Zoologischen Gartens Köln 1967 (*Freunde des Kölner Zoo*, Jg. 11, Heft 1 : 3-11).

— (1971) — Jahresbericht des Zoologischen Gartens Köln 1970 (*Zeitschrift des Kölner Zoo*, Jg. 14, Heft 1 : 3-12).

— (1971-72) — Jahresbericht des Zoologischen Gartens Köln 1971 (naissance *Lemur variegatus*) (*Zeitschrift des Kölner Zoo*, Jg. 14 : 127-136).

Source : MNHN, Paris

— (1973) — Jahresbericht des Zoologischen Gartens Köln 1972 (*Zeitschrift des Kölner Zoo*, Jg. 16, Heft 1 : 3-14).

— (1974) — Jahresbericht des Zoologischen Gartens Köln 1973 (*Zeitschrift des Kölner Zoo*, Jg. 17, Heft 2 : 43-52).

— (1975) — Jahresbericht des Zoologischen Gartens Köln 1974 (*Zeitschrift des Kölner Zoo*, Jg. 18, Heft 1 : 3-12).

WOLIN, L.R. (1974) — What can the eye tell us about behaviour and evolution ? or the Aye-Aye have it, but what is it?, *in* « Prosimian Biology », R.D. MARTIN *et al.* : 489-500.

WYNNE-EDWARDS, V.C. (1962) — Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh.

YUN, JEUNG, S. et MONTANA, W. (1964) — The skin of Primates. XX — Development of the appendages in *Lemur catta* and *Lemur fulvus* (*Amer. J. Phys. Anthrop.*, 22 : 399-406).

Source : MNHN, Paris

INDEX ALPHABÉTIQUE

Les noms du groupe famille sont en CAPITALE, ceux du groupe genre en **égyptienne** et ceux du groupe espèce en romain. Les synonymes sont en *italique*. Les noms des nouveaux taxa décrits dans ce volume sont précédés d'un astérisque (*).

adipicaudatus, 79.
* alaotrensis, 215.
albifrons, 134.
albimanus, 138.
albocollaris, 137.
albus, 338.
Allocebus, 96.
Altilemur, 79.
Altililemur, 79.
andrafiamenensis, 279.
anjouanensis, 138.
ankaranensis, 279.
ater, 392.
Avahi, 320.
Avahis, 320.
awahi, 321.

bicolor, 338.
brevicaudatus, 392.
brissonianus, 138.
brissonii, 138.
bruneus, 132.
brunneus, 321.
bugi, 138.

candidus, 338.
caniceps, 278.
Catta, 128.
catta, 141.
Cebugale, 79.
CHEIROGALEIDAE, 29.
Cherogaleina, 29.
CHEIROGALEINAE, 29.
Cheirogaleus, 29.
Cheiromys, 411.
Cheyromys, 411.
Chirogale, 79.
Chiromys, 411.
chrysampyx, 139.
cinereus, 216.
collaris, 136.
commersonii, 79.
coquereli, 31.
coronatus (Lemur), 139.
coronatus (Propithecus), 334.
coquereli, 336.
crossleyi, 79.
cuvieri, 138.

damanus, 334.
damanus, 336.
damonis, 336.
Daubentonia, 411.
daubentonii, 412.
DAUBENTONIIDAE, 411.
deckeni, 333.
diadema, 336.
dorsalis, 285.

editorum, 255.
edwardsi (Lepilemur), 283.
edwardsi (Propithecus), 338.
Eulemur, 128.

flavifrons, 130.
flaviventer, 139.
frederici, 134.
fulvus, 131.
furcifer, 101.

Galeocebus, 274.
gliroides, 30.
globiceps, 279.
grandidieri, 279.

Source : MNHN, Paris

griseorufus, 30.
griseus, 79.
griseus, 215.

Hapalemur, 79.
Hapalemur, 213.
Hapalemurina, 29.
Habrocebus, 320.
holomelas, 338.

Indri, 391.
indri, 392.
INDRIIDAE, 319.
Indrium, 391.
Indris, 391.
Iropocus, 320.

johannae, 138.

laniger, 321.
Lemur, 128.
LEMURIDAE, 127.
Lepidolemur, 274.
Lepilemur, 274.
* LEPILEMURIDAE, 274.
leucomystax, 130.
leucopus, 287.
Lichanotes, 320, 391.
Lichanotus, 320, 391.
longicaudatus, 321.

macaco, 129.
Macromerus, 332.
macromongoz, 132.
madagascariensis, 30.
madagascariensis, 412.
major, 79.
majori, 332.
Maki, 128.
mayottensis, 133.
medius, 80.
melanocephalus, 136.
melanotis, 79.
Microcebina, 29.
Microcebus, 29.
microdon, 286.
micromongoz, 138.
Microrhynchus, 320.
milii, 79.
minima, 30.
minor, 30.
Mioxycebus, 79.
mitratus, 392.
Mixocebus, 274.
Mococo, 128.
mococo, 141.
mongos, 138.
mongous, 138.
mongoz, 138.
murinus, 30.
mustelinus, 286.
Myoxicebus, 79.
myoxinus, 30.
Myslemur, 411.
Myspithecus, 79.
Myspithecus, 411.

nain, 30.
niger, 130.
niger, 392.
nigerrimus, 130.
nigrifrons, 138.
noussardii, 138.

occidentalis (Hapalemur), 216
occidentalis (Avahi), 322.
ocularis, 138.
Odorlemur, 128.
olivaceus, 216.
Opolemur, 79.
orientalis, 321.

pallidicauda, 278.
palmarum, 30.
perrieri, 338.
Phaner, 100.
* PHANERINAE, 100.
Pithelemur, 391.
prehensilis, 30.
Procebus, 128.
Propithecus, 332.
Prosimia, 128.
Psilodactylus, 411.
psilodactylus, 412.
pusillus, 30.

Source : MNHN, Paris

rubra, 255.
rubriventer, 139.
rufescens, 279.
ruficaudatus, 282.
rufifrons, 133.
rufipes, 139.
rufiventer, 139.
rufus (Microcebus), 30.
rufus (Lemur), 133.

sahafarensis, 279.
samati, 80.
sanfordi, 136.
schlegeli, 216.
Scolecophagus 411.
Semnocebus, 320.
septentrionalis, 286.
sericeus, 338.
sibreei, 79.
simus, 217.
smithii, 30.
subcincta, 255.

thomasi, 80.
trichotis, 97.
typicus, 79.
typicus, 336.
typus, 79.

Varecia, 252.
variegata, 254.
variegatus, 392.
verreauxi, 332.

xanthomystax, 136.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Fascicules publiés (suite)

	F français
36. — Mammifères. Carnivores, par R. Albignac, 1973	180 F
37. — Insectes. Coléoptères Carabidae Scaritinae, par P. Basilewsky, 1973	180 F
38. — Arachnides. Araignées Araneidae Gasteracanthinae, par M. Emerit, 1974	180 F
39. — Insectes. Lépidoptères Agaristidae, par S. G. Kiriakoff et P. Viette, 1974	120 F
40. — Insectes. Coléoptères Cerambycidae Parandrinae et Prioninae, par R. M. Quentin et A. Villiers, 1975	180 F
41. — Insectes. Coléoptères Carabidae Scaritinae : II. Biologie, par A. Peyrieras. — III. Supplément à la systématique, par P. Basilewsky, 1976	180 F
42. — Arachnides. Acariens Astigmata Listrophoroidea, par A. Fain 1976	100 F
43 (1). — Insectes. Lépidoptères Lymantriidae (1re partie), par P. Griveaud, 1977	200 F
44. — Mammifères. Lémuriens (Primates Prosimiens), par J.-J. Petter, R. Albignac et Y. Rumpler, 1977	400 F

Imprimerie Nouvelle - 6382-76
53, quai de la Seine, Paris (19e)

Dépôt légal : 2e trimestre 1977

Source : MNHN, Paris